

Vergleichend-anatomische Beiträge zur Struktur und Genese des Penis und des Os priapi bei den niederen Säugetieren (spez. Muriden).

Von Dr. med. et phil. **Arnold Sack** in Heidelberg.

Mit 29 Figuren auf Tafel VII — IX.

Vorwort.

Diese Arbeit ist vor 33 Jahren abgeschlossen worden. Sie war im Anatomischen Institut meines unvergeßlichen Lehrers C. GEGENBAUR entstanden. Mit ihr habe ich im Sommer 1886 als Dr. phil. promoviert. Trotzdem ist sie nicht veröffentlicht worden, bis ich mich jetzt dazu entschloß, sie aus der Vergessenheit wieder an das Tageslicht zu ziehen. Selbstverständlich mußten an ihr kleine Änderungen und Zusätze vorgenommen werden, da die in den letzten drei Jahrzehnten erschienenen einschlägigen Publikationen nachträglich berücksichtigt wurden.

Der Grund, warum diese vergleichend-anatomische Studie nicht gleich nach ihrem Abschluß veröffentlicht wurde, bedarf besonderer Erwähnung. Wer den unwandelbaren Standpunkt GEGENBAURS in der Frage der Entstehung des Knorpels im Skelett der Wirbeltiere gekannt, wer von ihm gehört hat, wie bestimmt er das Vorkommen von echtem Knorpelgewebe in sekundären, dem Primordialskelett der Selachier und Ganoiden nicht homologen Skeletteilen der höheren Wirbeltiere verneinte und jeden Versuch eines gegenteiligen Nachweises ablehnte, wird verstehen, warum diese Arbeit in ihren Funden und Folgerungen GEGENBAURS Zustimmung nicht finden konnte. Aus begreiflicher Pietät gegen meinen hochverehrten Lehrer habe ich, damals noch ein junger Student, es absichtlich unterlassen, die Ergebnisse dieser kleinen Untersuchung zu publizieren. Nachher haben andere Interessen und andere Studien mich von den hier behandelten Fragen für lange abgelenkt.

Um nachträgliche Zusätze, die sich vornehmlich auf die seit 1886 erschienene Literatur beziehen, besonders kenntlich zu machen, sind solche in Klammern [] gesetzt.

I. Allgemeiner Teil.

Die vorliegende Untersuchung ist ein Bruchstück der vergleichenden Studien über die äußeren Begattungsorgane der Beuteltiere und Nager. In ihr sind vornehmlich die Ergebnisse jenes Teiles zusammengefaßt, der auf die Einrichtungen der Muriden im speziellen Bezug nimmt.

Um aber den vergleichenden Gesichtspunkt, auf den es mir hauptsächlich ankam, zu wahren, sollen an geeigneten Stellen die beim Studium der Verhältnisse, wie sie bei den Beuteltieren liegen, gewonnenen Ergebnisse miteingeschaltet werden.

Das für die Anatomie der Rute der placentalen Säugetiere geltende Schema fordert als typische und konstante Bildungen derselben zwei gesonderte, bezw. nachträglich miteinander verschmolzene Rutenschwellkörper (*Corpora cavernosa penis*) und einen stets unpaaren Harnröhrenschwellkörper (*corpus spongiosum urethrae*). Seitdem die alte Anschauung, nach der die Schwellkörper ein Gewebe *sui generis* darstellen sollten, lange verlassen worden war und die Untersuchungen von TIEDEMANN¹, MAYER², JOH. MÜLLER³ und schließlich das überzeugende Korrosionsverfahren von LANGER⁴ den Nachweis erbracht hatten, daß sie lediglich ein Geflecht von erweiterten und mit unverhältnismäßig starken Wandungen versehenen Venen darstellen, konnte auch ihre Genese klarer gestellt werden. Für den Harnröhrenschwellkörper hat GEGENBAUR⁵ nachgewiesen, daß dessen Geflechte im innigsten Zusammenhang mit der gefäßführenden Schicht der Submucosa des Urogenitalkanals entstehen. Weniger klar liegen die Verhältnisse bei den *Cc. cavernosa penis*. Ihre für alle placentalen Säugetiere festgestellte innige Verbindung mit dem Becken macht die Deutung ihrer Genese erst recht schwierig.

¹ TIEDEMANN, Über den schwammigen Körper der Ruthe des Pferdes. A. f. Phys. v. MECKEL, Bd. 2, 1816.

² MAYER, Über die Structur des Penis. FRORIEPS Notizen, Bd. 41, 1834, pag. 35.

³ J. MÜLLER, Lehrbuch der Physiologie, 1840, pag. 642 u. a. a. O.

⁴ C. LANGER, Über das Gefäßsystem männl. Schwellorgane. Sitzungsber. der Wiener Akad., Math.-Naturw. Kl., Bd. 46, 1862, Abt. 1.

⁵ C. GEGENBAUR, Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 1883, pag. 597.

Gewöhnlich wird die Verbindung der Rutenschwellkörper mit den Sitzhöckern des Beckens (*crura penis*) nur den Placentalen zugeschrieben. Die Aplacentalen sollen sie angeblich nicht besitzen. An einem andern Ort¹ habe ich nachgewiesen, daß auch unter den Beuteltieren manche Formen (wie *Phascogale* z. B.) schon in ausgesprochenster Weise jenen placentalen Typus zeigen. Es wäre immerhin verfehlt, darin einen Beweis zu sehen für eine im Laufe der Phylogenese langsam erworbene Verbindung der *Crura penis* mit dem Becken. Denn, wie aus dieser Arbeit ersichtlich ist, weist bereits der früheste embryonale Befund bei den Nagern diesen Zusammenhang mit dem Becken als schon bestehend auf. Es ist somit noch nicht zu entscheiden, ob jener Zusammenhang primärer oder sekundärer Art ist.

Ferner wird allgemein gelehrt, daß die für die Rute der Säugetiere so charakteristische Glans stets und ausschließlich durch das *C. spongios. urethrae* gebildet werde. Die Eichel soll also nach diesem Schema lediglich der distale bzw. terminale Abschluß des Harnröhrenschwellkörpers sein. Für den Menschen und manche andere höhere Säugetiere ist es zweifellos richtig, durchaus aber nicht für alle Säugetiere, wie MAYER² schon 1834 ausdrücklich hervorgehoben hat. Aber bis heute ist man noch in der falschen Vorstellung befangen, als ob die *Glans penis* bei allen Säugetieren das gleiche morphologische, also homologe Gebilde sei.

Für diese Homologisierung war die etwas gewaltsame Verknüpfung der Zustände bestimmend, wie sie einerseits bei den Monotremen und anderseits bei den Marsupialen bestehen.

Bekanntlich haben die Monotremen ein einziges Schwellkörperpaar, das sich im innigen Zusammenhang mit der Kloakenwand herausbildet und als Homologon des *Corp. spongiosum urethrae* angesehen wird. Die Rute der Monotremen sieht jener der ihnen am nächsten stehenden Marsupialen insofern ähnlich, als sie bei beiden terminal gespalten ist. So lag die Annahme sehr nahe, daß die gespaltene Eichel der Beuteltiere nichts anderes sei, als das frei zutage tretende Endstück des *Corp. cavern. seu spongios. urethrae*³. Das paßte auch gut in das Schema, nach dem die Glans

¹ A. SACK, Über die Verbindung der *Crura penis* mit dem Becken bei Beuteltieren. Zool. Anzeig. 1886, Nr. 218.

² MAYER, l. c.

³ GEGENBAUR, Grundriß der vergl. Anatomie, 1878, pag. 649.

aller Säugetiere das gleiche Ding sein sollte. Nun ist aber die Eichel der Beuteltiere jener der Monotremen durchaus nicht homolog, wie ich mich durch Zergliederung und auch mikroskopische Untersuchung von Objekten aus der Reihe der Beuteltiere (wie Didelphis, Phascogale u. a.) überzeugen konnte, deren gespaltene Eichel einzig und allein von den *Cc. cavern. penis* gebildet wird. Darum verläuft auch bei diesen die sich auf beide Glanszipfel erstreckende Penisrinne auf der ventralen (unteren) und nicht etwa auf der dorsalen (oberen) Seite derselben.

Daraus ergibt sich, daß auch die Eichel eines höher organisierten Säugers, wie die des Menschen z. B., der eines Beuteltieres durchaus nicht homolog ist. Miteinander gemein haben sie nur, daß sie da wie dort von der Präputialfalte umschlossen sind, ohne das gleiche Gebilde zu sein.

Es ist demnach anzunehmen, daß die Einrichtung der Eichel von höheren Säugetieren erst sekundär — im Laufe der phylogenetischen Entwicklung — erworben worden ist und es ist daher auch zu erwarten, daß bei den Nagetieren, als den Beutlern auf der Stufenleiter der Säugetiere ziemlich nahe stehenden Formen, die primitiven Verhältnisse, wie sie bei letzteren noch bestehen, wenigstens in den embryonalen Zuständen noch auffindbar sein müßten. Daraufhin richtete sich ein Teil dieser Untersuchung, — und fand sich auch diese Erwartung für die embryonalen Stadien der Muriden wirklich bestätigt. Aber auch in den fertigen Einrichtungen der Nager lassen sich manche deutliche Spuren jener ursprünglichen Verhältnisse unschwer erkennen.

Der zweite Teil dieser Untersuchung beschäftigt sich mit der Struktur und der Genese des den Muriden, so wie manchen anderen Säugetieren zukommenden, seltsamen Penisknochens (*Ospriapi*). Ich glaube durch die geförderten Tatsachen einen Beitrag zur Erkenntnis der Natur und der Entstehung des Penis skelettes geliefert zu haben. Zum erstenmal¹ ist hier ein einwandfreier histologisch begründeter Nachweis erbracht worden für das Vorkommen von echtem nachträglich ossifizierenden Penisknorpel mit eigenartigen Gelenkeinrichtungen in der Rute der Säugetiere.

¹ Bis 1886 lag nur die einzige Arbeit von MAYER (l. c.) vor, in der allerdings für andere Tiergruppen — das Vorkommen von sekundärem Knorpel behauptet wurde.

II. Spezieller Teil.

Objekte und Methoden der Untersuchung. — Literatur.

Als Hauptobjekt wurde die gemeine Wanderratte (*Mus decumanus*), nebenbei auch die gewöhnliche Maus (*M. musculus*) verwendet.

Eine große Anzahl Eicheln zerlegte ich in transversale, sagittale und quere Serienschnitte. Die derbe Beschaffenheit der Objekte, die außen mit dicht gestellten hornigen Widerhaken bespickt und innen von in verfilzte, derb elastische Bindegewebsbalken eingelassenen Hohlräumen durchsetzt waren, erschwerte in hohem Maße die feine Schnittführung. Als Einbettungsmittel konnte nur Paraffin in Frage kommen. Sehr instruktiv waren die gleich nach Abtötung der Tiere (durch Chloroform) von der Aorta descendens aus vorgenommenen Injektionen des Gefäßsystems mit einer wässrigen Berlinerblaulösung, die den Zusammenhang verschiedener Geflechte aufschlossen. Zur Färbung wurde fast durchweg Boraxkarmin, mitunter mit Hämatoxylin kombiniert, verwandt.

Ich war in der Lage neben den erwachsenen Individuen auch zwei recht frühe embryonale Stadien von *Mus decumanus* zu untersuchen. Die jüngeren Embryonen, die ich als Stadium A bezeichne und die ich aus dem Uterus eines trächtigen Rattenweibchens herausgenommen habe, waren — in der Rückenkrümmungslinie von der Schnauzenspitze bis zum Schwanzansatz gemessen — 3,3 cm lang. Die älteren — als Stadium B bezeichnet — waren 4,5 cm lang und äußerlich vom Stadium A durch schon sichtbare Behaarung unterschieden.

Die Anatomie der Schwellorgane der Muriden ist (bis 1886) m. W. noch nie genauer studiert worden. Nur bei DAUBENTON¹ fand ich eine kurze zusammenhängende Darstellung ihres Rutenbaues. Er hat manche Eigentümlichkeit richtig hervorgehoben, doch ist seine Beschreibung ungenau, ja in vielen Punkten direkt unrichtig. DAUBENTONS Angaben sind ohne Änderungen in „das anatomische System der französischen Encyclopädie“ von VICQ D'AZYRES² übernommen worden. [Von den wenigen nach Ab-

¹ BUFFON et DAUBENTON, Hist. natur. génér. et particulière. Paris 1758. T. 7.

² VICQ D'AZYRES, Système anatomique in Encyclopédie méthodique. T. 2. Paris 1792.

schluß dieser Arbeit erschienen Publikationen sei auf die Arbeiten von RETTERER¹ hingewiesen, die sich nur flüchtig mit einigen einschlägigen Verhältnissen bei den Nagern beschäftigen. Ob ANDERSON² etwas bemerkenswertes bringt, konnte ich wegen der Unzugänglichkeit des Originals nicht feststellen. Er hat u. a. die Embryonen von *Mus* auf die Entstehung der Anurogenitalrinne und des Genitalhöckers hin untersucht. Sonst sind mir keine Spezialstudien über Muriden bekannt geworden.]

Embryonaler Zustand.

1. Jüngerer Stadium A.

Bereits in diesem frühen Stadium zeigt die embryonale Anlage der *Cc. cav. penis* den innigsten Zusammenhang mit dem Becken. Auf der Fig. 1, die den Querschnitt durch den Embryo in der Gegend der Symphyse darstellt, sieht man die Knorpelanlage der beiden Sitzbeine, spez. der Sitzhöcker (*ik*), von denen medial- und lateralwärts dichte Muskelbündel (*mic*) entspringen. Diese gehören dem *M. ischio-cavernosus* an. Sie nehmen ihren Ursprung am Sitzknorpel (*ik*), um sich distalwärts zu den beiden paarigen Anlagen der Rutenschwellkörper (*cp*) zu begeben. Die von den medialen und lateralen Muskelzügen eingeschlossenen beiderseitigen Stränge (*cp*) sind eben die proximalen Teile jener Anlage, deren histologische Elemente aus meistens großen, noch ziemlich indifferenten Zellen mit den dazwischen eingeschlossenen blutführenden Hohlräumen bestehen. Fig. 5 zeigt sehr schön in stärkerer Vergrößerung den allmählichen Übergang des hyalinen Knorpels der Sitzhöcker (*ik*) in das ziemlich indifferente Schwellkörpergewebe (*cp*), um welches die Fasern des *M. ischio-cavernosus* (*mic*) angeordnet sind. Je näher an die *Crura penis* (*cp*), um so mehr verwischen sich die Konturen der Knorpelzellenkapseln und um so mehr schwindet ihre Intercellular-

¹ ED. RETTERER, Sur le développement du tissu érectile dans les organes copulateurs chez les mammifères. C. R. Soc. Biolog., T. 4, 1886, pag. 399—401. — Derselbe, Note sur le développement du pénis et du squelette du gland chez certains Rongeurs. Ibid., T. 4, pag. 496—498.

² L. G. ANDERSSON, Untersuchungen über die Entstehung der äußeren Genitalorgane und des Afters bei Nagetieren. Arkiv Zool., Stockholm, 5 B., Nr. 4.

substanz. Die Übergangszone nimmt einen ziemlich homogenen Habitus von indifferentem Gewebe an. Hüben und drüben zeigen die Zellen einen blassen Plasmaleib mit einem dunkelgefärbten, stark gekörneltten Kern. Nur die etwas abweichende Anordnung dieser Elemente, sowie das unvermittelte und plötzliche Auftauchen von spindelförmigen und polygonalen Bindegewebszellen zwischen den indifferenten Elementen des Schwellkörpergewebes (*cp*) zeigt die Grenze an, wo der Knorpel aufhört und dieses anfängt. Die spindelförmigen und die wenigen endothelialen Elemente der Blutkapillaren — wahrscheinlich Abkömmlinge der großkernigen Rundzellen des Blastems — zeichnen sich durch intensive Färbung aus.

Fig. 1 zeigt weiterhin, wie die beiden Stränge des embryonalen Schwellgewebes (*cp*) distalwärts gegen den Urogenitalkanal (*ugc*) ziehen, über dem sie, nach Verlust ihres Muskelmantels, median zusammenstoßen und einen einheitlichen Strang bilden. Fig. 3 und Fig. 4 zeigen diesen auf dem distalen Querschnitt in Sichelform. Die Konkavität des Sichels entspricht der dorsalen Rinne¹, in die eine Anzahl Gefäß- und Nervenstämmchen (*dg*), von denen die ersteren ein Geflecht bilden (vgl. Fig. 1 u. 2), eingebettet sind. Die Paarigkeit der Schwellkörper, angedeutet durch die Sichelhörner, ist somit hier schon zu großem Teil verloren gegangen. Hier ist das Schwellgewebe nicht mehr von so zahlreichen Bluthohlräumen durchsetzt, wie im proximalen Teil, wo sie aus Arterien und Venen des Beckens entsprangen (Fig. 1 u. 2 *dg*). Noch weiter distalwärts besteht das Gewebe beinahe ausschließlich aus dichtgehäuften Zellen mit nur spärlichen, Endothel führenden Hohlräumen, während hie und da auftretende Spalten als Zerreißungsprodukte der sehr feinen Schnitte (etwa 6 mm) zu deuten sind.

Um den Schwellkörper herum lagert — besonders im Penishöcker (Fig. 1, 2 u. 4 *bg*) — mantelförmig eine breite Bindegewebszone. Sie reicht bis an das Integument des nach außen vorspringenden Gliedes. Diese führt große spindelförmige Bindegewebszellen mit schwach gefärbtem Kern. Zahlreiche größere Gefäße sind in sie eingebettet. Dieser Bindegewebsmantel beteiligt sich in hervorragendem Maße an der Bildung des vor der Eichel (*g*)

¹ Die Bezeichnung „dorsal“ und „ventral“, wie unzulänglich sie auch sein mag, ist überall beibehalten worden.

gelagerten ringförmigen Wulstes (Fig. 1 u. 2 *pw*), der die erste Anlage des Präputiums darstellt. In diesem sieht man beiderseits zwei schlauchförmige Einstülpungen des Hautepithels als TYSONsche Drüsen (Fig. 1 *td*) angelegt, die sich somit in diesem Stadium direkt nach außen öffnen, da die Ausstülpung des Präputiums noch nicht eingeleitet ist. Dem Ringwulst ist terminal ein stumpf kegelförmiger Zapfen vorgelagert, die Anlage der Eichel (Fig. 1 und 2 *g*). Das Bindegewebe, das den Schwellkörper bis zum Präputialwulst begleitet hat, hört in der Glans mit einemmal auf. Diese wird restlos von einem Gewebe ausgefüllt, das auf den ersten Blick sich identisch mit dem des Penishöckerschwellkörpers erweist. Transversale wie sagittale Schnitte durch den Penishöcker (Fig. 1 u. 2) geben gleich guten Aufschluß über den Zusammenhang der Eichel mit dem Schwellkörperstrange. Die Kontinuität ist eine vollkommene, so daß die Eichel als eine terminale, pilzhutartige Auftreibung des Penisschwellkörpers erscheint. Nur ist das Eichelgewebe ungewöhnlich reich an Gefäßen, die sich fächerförmig nach der Peripherie ausbreiten und — wie die Serienschnitte lehren — sämtlich aus dem Geflecht entspringen, das in der Dorsalrinne des Schwellkörperstranges eingebettet liegt (Fig. 1 u. 2, *dg*). Auf der Fig. 2 sieht man die zierliche Gefäßramifikation besonders schön.

Demnach scheint die Gefäßversorgung der Penischaftanlage und der embryonalen Eichel verschiedenen Ursprungs zu sein. Während sie dort von den im Becken belegenen Blutgefäßen unmittelbar herrührt, wird sie hier von den Dorsalgefäßen geliefert. Für das Verständnis der fertigen Zustände bei ausgewachsenen Rattenmännchen ist es nicht ganz belanglos.

Das Verhalten der *Cc. cav. penis* zur Eichel bei den Rattenembryonen erinnert also sehr an die bleibenden Verhältnisse bei den Beuteltieren (S. 94). Es ist darin eine ontogenetische Anlehnung an die ursprünglichen Zustände zu sehen. Später werden diese Zustände aber viel komplizierter.

Vom *Corp. cav. urethrae* sieht man in der Eichel keinerlei embryonale Anlage, abgesehen von spärlichen Gefäßästchen, die den embryonalen Urogenitalkanal bzw. die Penisrinne eine Strecke lang begleiten (Fig. 2 u. 6, *eg*). Seine Anlage ist nur im proximalen Teil der Rute zu suchen. Der Grund der

mangelhaften Bildung dieses Schwellkörpers nach vorn zu ist wahrscheinlich der, daß der Urogenitalkanal, mit dem der Harnröhrenschwellkörper im innigsten Zusammenhange bleibt, hier nur bis zum Präputialwulst reicht (Fig. 2, *ugc*), dann aber schon in die Penisrinne (Fig. 2 u. 4, *pr*) übergeht. Dieses Stadium A ist somit von dem der Geschlechtshöckerbildung nicht weit entfernt. Streng genommen besteht das sogen. *Corp. spongiosum urethrae* in diesem Stadium lediglich aus den beiden Bulbi, deren Paarigkeit und Unabhängigkeit noch vollständig gewahrt bleibt (Fig. 3 u. 6, *bu*). Noch tief im Innern verborgen, lagern sie sich lateral und ventral dem Urogenitalkanal (*ugc*) an und dicht vor das Rectum (*r*) hin, mit dessen Muskulatur ihr Muskel (*M. bulbo-cavernosus*, *mbc*) noch zusammenhängt. — Er besteht aus z. T. konzentrisch geschichteten, z. T. sich kreuzenden Fasern. Seine lateralen Bündel (Fig. 6, *mbc*₁) setzen sich dorsalwärts hinter das Rectum (*r*) fort, wo sie zusammenstoßend einen das Rectum umschließenden Muskelring bilden, der wohl mit einem *Sphincter cloacae* verglichen werden kann. Auch die medial vom Bulbus gelagerten Bündel des *M. bulbo-cavernosus* (Fig. 6, *mbc*₂) treten in die Rectalmuskulatur ein. Somit wird die ursprüngliche Einheitlichkeit dieses ganzen Muskelsystems (Kloakenmuskulatur) angedeutet, das sich erst allmählich in gesonderte Muskelgruppen differenziert. Distalwärts verliert sich die Muskulatur der Bulbi in dem Maße, als diese sich verjüngen.

Dort, wo der Urogenitalkanal in die Penisrinne übergeht, ist von seinem Schwellkörper kaum noch etwas zu sehen, — höchstens nur noch spärliche Gefäßchen, die entlang der Penisrinne ziehen (Fig. 4, *vg*), bis in die Eichel vordringen und dort mit den zahlreichen Ästchen anastomosieren (Fig. 2), die von den oben besprochenen Dorsalgefäßen (*dg*) kommen. Im übrigen sind sie von dem sie umgebenden interstitiellen Bindegewebe so wenig gesondert, daß man kaum das Recht hat, sie zu einem besonderen — wenn auch nur schwach entwickelten — *Corpus spongios. urethrae* zu stempeln. Es muß also mit allem Nachdruck betont werden, daß in diesem Stadium nicht etwa in der Eichel der Abschluß des *Corp. cav. urethrae* zu suchen ist, sondern dieses schon vorher sich verliert. Die Eichel wird hier von den mächtig entfalteteten *Cc. cavern. penis* allein gebildet. Darin sehe ich eine Anlehnung an die Zu-

stände bei den Beuteltieren, wo der schwammige Körper des Urogenitalkanals auch keinen Anteil an der Eichelbildung hat (Seite 94).

In den Abschnitten der Bulbi und des geschlossenen Urogenitalkanals, wo das Vorhandensein des schwammigen Körpers (*c. cav. urethrae*) nicht angezweifelt werden kann, unterscheidet er sich in seiner Struktur insofern vom Rutenschwellkörper, als seine Zellenelemente ihren indifferenten Charakter zumeist schon eingebüßt und länglichen, spindelförmigen und sonstigen Bindegewebelementen Platz gemacht haben, die ihm einen mehr faserigen Bau verleihen, den wir beim *C. cav. penis* noch vermissen. Auch ist er viel gefäßreicher und im allgemeinen schlechter färbbar.

2. Älteres Stadium B.

Dieses ist wesentlich vorgeschritten. Die Eichel, die im Stadium A noch frei zutage lag, ist hier vom entwickelten Präputium (Fig. 7, *p*) allseitig bedeckt. An der Umschlagsstelle des äußern und des innern Präputialblattes sieht man auf dem Querschnitt (Fig. 9, *ps*) einen länglichen Spalt, der sich hinten zu einer ringförmigen Hohlung erweitert. Weiter nach hinten hat sich die Lostrennung des innern Blattes vom Integument der Eichel noch nicht vollzogen. Wo beide noch verklebt sind, erkennt man deutlich zwei Epithellagen, von denen die innere der Oberhaut der Eichel, die äußere dem Integument des innern Vorhautblattes entspricht (Fig. 7, *ipe*). Die Tysonschen Drüsen (Fig. 7, *td*) münden nicht mehr frei nach außen, sondern in den vordern Vorhautspalt (Fig. 9, *td*). Sie sind in das interstitielle Bindegewebe der Vorhaut eingebettet und schon deutlich gelappt.

Die Glans selbst ist bedeutend voluminöser geworden. Terminal hat sich die ungeschlossene Penisrinne noch erhalten; nur teilt sie sich da stumpf gabelförmig in zwei seitliche Endrinnen (Fig. 7 u. 8, *pr*). Die Spuren dieser Teilung werden sich auch im reifen Zustande noch nachweisen lassen. Dies läßt vermuten, daß diese Gabelung eine Anlehnung an die Zustände bei Beuteltieren bedeutet, bei denen die Eichel noch gespalten ist.

In den beiderlei Schwellkörpern haben faserige Bindegewebelemente auf Kosten der indifferenten Zellen des ursprünglichen

Gewebes beträchtlich an Zahl zugenommen. Sie sind besonders zahlreich an der Peripherie der Schwellkörper, wo sie anscheinend die Entwicklung der *Tunica albuginea* vorbereiten. Man trifft sie auch in Menge entlang der Gefäßbahnen. Doch sucht man vergeblich nach elastischen Fasern. Dafür treten im Bindegewebe eingestreut schon einzelne Muskelemente auf. Die übrigen Zellen sind nicht mehr rund, sondern meistens länglich oder polygonal und von intensiver Färbung. Die eigentlichen Blutgefäße haben an Zahl und Größe erheblich zugenommen. Sie zeigen nicht allein einen schönen Endothelbelag der Intima, sondern auch schon regelmäßig ringförmig angeordnete Muskel- und Bindegewebelemente in den Wandungen.

Die über den *Cc. cav. penis* sich hinziehende dorsale Gefäßrinne hat sich etwas verwischt. Diese erscheinen daher auf dem Querschnitt ziemlich abgeplattet. Das Schwellgewebe der Eichel, die im Stadium *A* einen pilzartigen Abschluß der Rutenschwellkörper bildete, beginnt nun, sich von diesen abzusondern. Es treten hier so viele Diskontinuitäten auf, daß der Zusammenhang beider nur an einzelnen Stellen gewahrt bleibt. Diese Sonderung wird, wie aus der Schilderung des reifen Zustandes ersichtlich sein wird, immer weiter fortschreiten und zuletzt mit der Bildung eines besonderen Rindenschwellkörpers der Eichel abschließen. Aber nach wie vor bezieht die Eichel ihr Blut aus den Verzweigungen der Dorsalgefäße.

Während die im Stadium *A* so scharf ausgeprägte Paarigkeit und Selbständigkeit der beiden *Bulbi urethrae* sich zu verwischen beginnt, bleibt die Entwicklung des *C. cav. canalis urogenitalis* nach vorne zu immer noch zurück, so daß in der Eichel nach wie vor keine Spur von ihm zu entdecken ist. Offenbar hat dieser Schwellkörper im Vergleich mit den Schwellkörpern der Rute ein langsames Tempo.

Im Verlaufe des Urogenitalkanals treten zwei seitliche Ausstülpungen auf (Fig. 7, *cd*), welche als Anlagen der COWPERSchen Drüsen zu deuten sind.

Zum Schluß sei besonders hervorgehoben, daß weder im Stadium *A* noch im Stadium *B* sich Anlagen von Knorpelgewebe vorfinden, die auf den späteren Penisknochen hinweisen könnten.

Reifer Zustand.

1. Anatomie des Penisschaftes.

Zu Anfang erscheint eine kurze Schilderung des gesamten Begattungsapparates eines erwachsenen Rattenmännchens an Hand der Fig. 10 und 11 zum Verständnis des weiteren angebracht.

In der die Eichel vollständig umschließenden Vorhautfalte fallen die mächtig entwickelten TYSONSchen Drüsen (*td*) auf. Die Glans (*g*) steht im spitzen Winkel zu dem sehr langen Penisschaft (*s*), an dessen Wurzel drei paarige Anhänge sichtbar sind. Das mittlere Paar — zwei langgestilte birnförmige Körper — entspricht den COWPERSchen Drüsen (*cd*)¹. Die mehr dorsal gelagerten, am Sitzbein haftenden paarigen Muskelmassen (*cp*) bergen in sich die *Crura penis*, während zwei andere viel voluminösere Muskelwülste, ventral von der Peniswurzel gelagert (*bu*), die weit nach hinten verlagerten, von einem mächtigen *Musc. bulbo-cavernosus* umgebenen *Bulbi urethrae* darstellen. Beide sind durch eine mediane Raphe von einander geschieden. Weiter nach hinten erblickt man das Endstück des Rectums (*r*) mit den beiden mächtigen *M. levatores ani*(*la*).

Der Penisschaft zeigt in seinem innern Bau, was die *Cc. cav. penis* betrifft, ein ziemlich gleichartiges Verhalten in seiner ganzen Länge. Nur im Bereich der *Crura penis*, die in typischer Weise mit dem Becken verbunden sind, bewahren die Schwellkörper noch ihre Paarigkeit. Bald kommen sie zusammen und lassen auf dem Querschnitt ein durchaus einheitliches *C. cavernosum* erkennen. Der Querschnitt hat annähernd die Form einer liegenden 8 (Bisquitform), durch die die ursprüngliche Paarigkeit des Organs angedeutet wird (Fig. 14, *cp*). Sein ventraler Einschnitt beherbergt den Urogenitalkanal (*cu*) mit dem zu ihm gehörenden schwammigen Körper und der derben Albuginea. Im dorsalen Einschnitt dagegen ist die mit auffallend mächtiger, wie *Albuginea* aussehender Wandung versehene Dorsalvene (*dv*) nebst entsprechenden Arterien und Nerven (*da*, *dn*) eingebettet. Mehr distalwärts verliert sich die Achterform des Querschnitts allmählich, bis sie vor der Eichel zu einer queroblongen wird, also nichts

¹ Nach CUVIER (Lec. d'anat. comp. II^e éd. Vol. 8, pag. 185) haben die COWPERSchen Drüsen der Ratten keine Muskelhülle. Diese Behauptung ist falsch, da auf den Schnitten der Muskelmantel in mehrfacher Schichtung darstellbar ist.

mehr von ihrer Paarigkeit verrät. Die *Tunica albuginea* (*ta*) führt überall massenhaft elastische Fasern in ihren verfilzten Schichten und ist überaus mächtig entwickelt. Auf ihrer Außenwand setzen sich die Muskelzüge des *M. ischio-cavernosus* an, während die Innenwand Bindegewebszüge entsendet, die die Gefäßmaschen im Innern des Schwellkörpers bilden helfen.

Weniger gleichartig verhält sich das *C. spongiosum urethrae*. Auch dieses ist distal vollkommen einheitlich (Fig. 17, *cu*), während es sich proximal auf die beiden Bulbi paarig verteilt (Fig. 15, *bu*). Die letzteren sind aber lange nicht mehr so selbständig und von einander gesondert, wie im embryonalen Zustand. Dennoch geben sie durch die zwei lateralen Ausläufer des Gefäßgeflechtes (*bu*) und die ausgeprägte paarige Sonderung der mächtigen *M. bulbo-cavernosi* (*mbc*) ihre ursprüngliche Selbständigkeit deutlich zu erkennen. Schon hier ist ihre *Albuginea* nur mäßig dick, sie verliert sich aber beinahe vollständig weiter distalwärts, wo in der Nähe der Ausführungsgänge der COWPERSchen Drüsen zahlreiche Drüsenkomplexe auf dem Querschnitt auftauchen (Fig. 17, *dr*). Diese Drüsen, die neben den zwei mächtigen COWPERSchen für sich bestehen, sind anscheinend in Rückbildung, ja in Zerfall begriffen, wie die Schnittserien bei reifen Individuen zeigen. Der Urogenitalkanal nimmt die Mündungen dieser zwei Drüsenpakete in seine vertiefte ventrale Rinne (*vr*) auf. Man ist berechtigt, in ihnen das rudimentäre zweite Paar von COWPERSchen Drüsen zu vermuten, ohne daß diese über die Schleimhaut und die ihr benachbarten Schichten hinauswachsen¹.

Außer diesen sieht man weiter, gegen die Glans zu, viele weniger voluminöse Drüsen gesondert in kleine Divertikel der dorsalen Circumferenz der Urogenitalschleimhaut münden.

In dem vorderen Abschnitt des Penisschaftes verdickt sich die bis dahin schwächliche *Albuginea* des schwammigen Körpers dermaßen, daß sie in der Mächtigkeit den *Cc. cav. penis* kaum nachsteht (Fig. 14, *cu*).

In der Eichel dagegen bleibt vom eigentlichen Schwammkörper nicht mehr viel übrig, bis auf seine wesentlich verschmächtigte fibröse Scheide, die in eine Anzahl flacher Schleimhautfalten

¹ Bei Beuteltieren bestehen ja wie bekannt nicht weniger als 2 Paar COWPERSche Drüsen.

ausläuft, von denen nur noch die wenigsten gefäßhaltig sind. Am deutlichsten überblickt man diese Verhältnisse, und besonders gut das jähe Verschwinden des Harnröhrenschwellkörpers in der Eichel, auf der Fig. 16, wo er der Länge nach ventral aufgeschnitten ist (*cu*), seine Blutcavernen (*cv*) in der Wandung unvermittelt aufhören und die Albuginea in starke Fältelungen übergeht, über denen man in der Nähe des *Orificium urethrae* dorsal den Penisknochen bzw. Knorpel (*kp*) durch die Schleimhaut prominieren sieht.

2. Anatomie der Eichel.

Das Präputium ist gut ausgebildet und schließt die Glans vollkommen ein (Fig. 22, *p*). Im erigierten Zustande — bei Gefäßinjektionen z. B. — tritt diese ganz aus der Vorhaut heraus. Zwischen den beiden Präputialblättern verbreiten sich, vom lockeren Bindegewebe umgeben, die zahlreichen von den subkutanen Ästen der Dorsalgefäße des Penis herkommenden Blutgefäßchen. Zwei mächtige Tysonsche Drüsen münden im vorderen Drittel des inneren Präputialsackes aus. Sie haben einen ausgesprochen acinösen, dem der Talgdrüsen ähnlichen Bau, und mit Talgdrüsen hängt auch zweifellos ihre Entstehung genetisch zusammen. Die kleinen endständigen Acini vereinigen sich zu größeren Sekretbehältern, die in einen zentralen Balg führen, aus dem schließlich ein sehr weiter Ausführungsgang hervorgeht. Die Wandungen des Ganges sind mit intensiv schwarzem Pigment imprägniert.

Das Integument der Eichel ist mit scharfen hornigen Widerhaken (Fig. 20) besetzt, die in kleine Grübchen zwischen fleischigen Hautpapillen eingelassen sind¹. Die letzteren dürften wohl nervöse Endapparate beherbergen. Sie sind auf injizierten Präparaten von deutlich sichtbaren, zierlichen Kapillarschlingen ausgefüllt (Fig. 19, *pp*). Die Schlingen kommen von den subkutanen Längsästchen, die zahlreiche Queranastomosen mit einander eingehen. Dieses System von ganz oberflächlichen Gefäßgeflechten ist von den mächtigen Gefäßwucherungen der Tiefe streng auseinanderzuhalten. Diese tieferen Gefäßgeflechte, denen ich entsprechend ihrer mantelförmigen Verteilung um das die Fortsetzung des Rutenschwellkörpers bildende Penis skelett den Namen Rindenschwellkörper oder *Corpus cavernosum glandis cor-*

¹ Ähnliche noch kräftigere Widerhaken weist unter Monotremen der *Ornithorhynchus paradoxus* auf.

ticale (Fig. 20, 21, 22, 27, 28, *cgc*) beilegen möchte, entsprechen dem eigentlichen *Corpus cavernosum glandis* der Autoren¹. Sie treten erst bei der Zergliederung der Eichel zutage. Dieses *C. corticale* umgibt den innern Kern der Glans allseitig wie ein förmlicher Mantel und läuft vorn in einen zirkulären wulstigen Rand (Fig. 13, *w*) aus, der die älteren Autoren² veranlaßt hat von „einem zweiten Präputium“ zu sprechen. Der Wulst umschließt eine Öffnung (*Orif. urethrae*), durch die man die Faltungen der Urethralschleimhaut (s. oben S. 106 u. 107) sehen kann. Beachtenswert sind die beiden vom vorderen Rand des Wulstes nach hinten, bis zum zweiten Drittel der Glanslänge ziehenden Seitennähte und der ventrale Randausschnitt mit der medianen Raphe (Fig. 12 u. 13, *sn* u. *r*). Die ersteren dürfen wohl als morphologische Spuren der ursprünglichen Paarigkeit der Penisrinne (vgl. Zustände bei Beuteltieren und bei Rattenembryonen, S. 100), bezw. des Urogenitalkanals angesprochen werden, die sich übrigens auch in der Anordnung der Falten und des *C. cav. cortic.* (Fig. 28, *sf* u. *cgc*) andeutet; der ventrale Ausschnitt dagegen mit der Raphe dürfte auf die sich nachträglich vollziehende Verwachsung der beiden ventralen Lappen des Rindenschwellkörpers hinweisen. Die Entstehung des Rindenschwellkörpers muß folgendermaßen gedacht werden: die Dorsalgefäße, die in der Dorsalrinne des Rutenschwellkörpers (Fig. 14 u. 22, *da*, *dv*, *dg*) eingebettet sind, ergießen sich dort, wo dieser Rutenschwellkörper in den Eichelknochen übergeht, dorsolateral von dem proximalen Teil dieses Knochens in zwei weite Blutsinusse (Fig. 19 u. 27, *si*), die sich weiter distalwärts in ein kompliziertes Gefäßgeflecht auflösen³. Besonders gut ist dieser Übergang der Sinusse (*si*) in das System des Rindenschwellkörpers (*cgc*)

¹ Vgl. MAYER, Über die Struktur des Penis. FRORIEFS Notizen, B. 41, 1834, pag. 35.

² VICQ D'AZYRES im Système anatom. de l'Encyclopédie méthodique, 1792, T. 2, pag. 429: „Le petit os paraissait être environné d'un second prépuce, car la peau du gland formait autour de l'os un sillon circulaire et très-étroit qui avait environ 1''' de profondeur.“ Diese von D'AZYRES der DAUBENTONSCHEN Schilderung entnommene Stelle bezieht sich eigentlich auf *Mus rattus*; sie stimmt aber, wie ich nachgewiesen habe, auch für *M. decumanus* (Fig. 13).

³ Nur aus formalen Gründen wird hier der Verlauf der venösen Bahnen, anstatt — wie es eigentlich richtig wäre — von den peripheren Ästen allmählich zentripetal vorzugehen, in umgekehrter Richtung verfolgt.

auf der Fig. 19 zu überblicken, die einen dicken tangentialen Schnitt durch das Dorsum der injizierten Eichel abbildet, während der Querschnitt auf der Fig. 27 genau die Stelle trifft, wo diese Sinusse (*si*) sich in das komplizierte mantel- oder ringförmige Corticalgeflecht (*cgc*) auflösen. Auch die Fig. 22 zeigt im Längsschnitt außerordentlich überzeugend den Übergang der Dorsalgefäße (*dg*) in den Rindenschwellkörper (*cgc*) durch Vermittlung der Sinusse (*si*). Die Blutbahnen des den axialen Kern der Eichel umspinnenden Rindenschwellkörpers sind in reichlich mit elastischen Fasern untermischte Bindegewebsbalken eingelassen, deren Maschen wie schmale, rißähnliche Spalträume (Fig. 20, 21, 22 *cgc*) aussehen und um die herum, zwischen den Epithelien der in sie eingeschlossenen Blutbahnen, auch kontraktile Elemente wahrzunehmen sind.

Den dorsalen Gefäßplexus, dem nach dem Vorstehenden das *C. cav. cortic.* seinen Ursprung verdankt, haben wir ja schon im embryonalen Zustand (S. 88 u. 89) angetroffen. Wie dort zwischen den Verästelungen der Dorsalgefäße einerseits und den aus dem „*c. spongiosum urethrae*“ in die Eichel eindringenden Ästchen andererseits Anastomosen schon bestanden haben (Fig. 2), so bleiben auch im reifen Zustande diese beiden Systeme in direktem Zusammenhang, indem zwei größere Venen (Fig. 27 *va*) von den spärlichen distalen Geflechten des *C. spongiosum urethrae* ihren Weg schräg proximalwärts, durch dessen überaus dicke Albuginea, gegen die dorsolateralen Blutsinusse nehmen, sich in dieselben (Fig. 19 u. 27 *si*) ergießen und somit sich mit dem vom *C. cav. cortic.* kommenden Blute vermischen.

Da die dorsale Circumferenz des Rindenschwellkörpers distalwärts weiter reicht als die ventrale, bekommt man auf den durch die Eichelspitze geführten Querschnitten nur den dorsalen Bogen desselben (Fig. 28 *cgc*) zu sehen, der sich beiderseits, wo die Seitennähte (Fig. 12 u. 13 *sn*), an der Einschnürung des Eichelintegumentes erkennbar (Fig. 28 *sn*), verlaufen, spitz auskeilt.

Jene zwei größeren Venen (Fig. 27 *va*), die den Rindenplexus mit dem Harnröhrenschwellkörper in Verbindung setzen, geben ihrerseits noch zahlreiche Äste an die Falten ab (Fig. 21 *f*), die, von dem Bindegewebe der Eichelspitze ausgehend, sich zwischen die Albuginea des Urethraschwellkörpers und das Stützskelett (Penisknochen, *pk*) schieben. Sonst erkennt man in der Eichelspitze keine nennenswerten Gefäßgebiete mehr. Die *Tunicae Albu-*

gineae selbst sind, wie wiederholt hervorgehoben, mächtig entwickelt. Die des Harnröhrenkörpers schließt, wie oben schon bemerkt, proximal noch ansehnliche Gefäßmaschen in sich ein, während sie distalwärts (vgl. S. 104 u. Fig. 16) allmählich verschwinden, so daß sich vorne an der Spitze nur noch eine derbe, vielfach gefaltete und mit den Faltungen des interstitiellen Bindegewebes sowie der Albuginea des Rindenkörpers innigst verfilzte Wandung des Urogenitalkanals forterhält.

Durch die ganze Länge der Eichel zieht, ihr als Achse bezw. Kern dienend, das axiale Penisskelett, das den Urogenitalkanal dorsal überdacht (Fig. 20, 21, 22, 27, 28 *kn* u. *kp*). Von diesem vermochte ich (siehe embryonaler Teil, S. 101) in keinem der beiden von mir untersuchten embryonalen Stadien eine erkennbare Anlage — geschweige denn eine präformierte Knorpelanlage — zu entdecken.

Nach Mazeration dieses Skelettbestandteiles der Eichel in verdünnter Kalilauge, durch die das Skelett vom umgebenden Bindegewebe gänzlich isoliert wird, kann man mit Zuhilfenahme einer starken Lupe erkennen, daß es aus zwei getrennten, gelenkartig und beweglich miteinander verbundenen Teilen (Fig. 25 u. 26 *kn* u. *kp*) zusammengesetzt ist¹, von denen der proximale (*kn*) ganz undurchsichtig und knöchern, der distale (*kp*) dagegen von milchiger, knorplicher Beschaffenheit ist. Der weiter unten mitgeteilte histologische Befund spricht tatsächlich dafür, daß wir es hier mit einer echten Knorpelbildung zu tun haben.

Auf die bisher (bis 1886) noch strittige Frage des Vorkommens von Knorpel im Penisskelett der Mammalien muß daher ausführlich eingegangen werden.

3. Geschichtliches über den Penisknorpel.

Über das Penisskelett der Säugetiere liegt, soweit es sich um Knochengebilde handelt, eine umfangreiche Literatur vor. Der Penisknochen ist bei verschiedensten fossilen und lebenden Formen in aller Ausführlichkeit beschrieben worden.

¹ Schon DAUBENTON (BUFFON et DAUBENTON, Hist. natur., 1758, T. 7, pag. 307) glaubte im Penisknochen der Ratte zwei getrennte Stücke zu erkennen: „Cet os paraît composé de deux pièces jointes l'une à l'autre vers le milieu de la longueur.“ — Über die Art der Verbindung gibt er aber nichts näheres an.

Anders verhält es sich mit dem Penisknorpel. Bis zum Abschluß dieser Arbeit (1886) lagen nur ältere Befunde darüber vor, während die maßgebenden zeitgenössischen Forscher ihn verneinten.

Daß die älteren Anatomen sein Vorkommen nicht anzweifeln, beweisen die Angaben der Zoologen und Anatomen bis in die Mitte des 19. Jahrhunderts¹. Zwar sind die in alten Quellen vorkommenden Bezeichnungen „Knorpel bzw. knorpelig“ mit größter Vorsicht zu beurteilen. Oftmals bedeuten sie nichts anderes als nur „knorpelartig“.

Schon ARISTOTELES² spricht von „knorpeligen“ Teilen der menschlichen und tierischen Rute, unter denen aber wahrscheinlich nur die *Partes cavernosae* zu verstehen sind, da sie im erigierten Zustand knorpelartig hart werden. Immerhin weiß er auch vom Vorkommen des Penisknochens — beim Fuchs, Wolf, der Viverra, dem Marder (*Mustela*) — zu berichten³. Selbstverständlich sind seine Angaben für unsern Zweck nicht maßgebend.

Im 16. und 17. Jahrhundert tauchen bestimmtere Angaben auf. In dem vom Amsterdamer Anatomen GERHARD BLASIIUS herausgegebenen Sammelwerke begegnet man der ausdrücklichen Erwähnung des Penisknorpels an vielen Stellen aus seiner und aus SEVERINS und BARTHOLINS Hand. BLASIIUS entdeckte 1673 eine „knorpelige“ Epiphyse am Penisknochen des Hundes⁴. Etwas früher hatte der Wiener Professor WOLFSTRIEGEL die Löwenrute als „knorpelig“ beschrieben⁵. Bei der Fischotter (*Lutra*) fand GEORG SEGER eine „knorpelige“ Epiphyse am distalen Ende

¹ C. G. CARUS, Lehrbuch der vergl. Zootomie, 1834, I, pag. 248; II, pag. 778. — R. WAGNER, Lehrbuch der vergl. Anatomie, 1834—35, p. 366 ff. — STANIUS, Lehrb. der vergl. Anat. der Wirbeltiere, 1846, pag. 471 u. a.

² ARISTOTELES, De Animalibus historiae. Ed. SCHNEIDER, 1811, I, 10, pag. 25. τὸ δὲ λοιπὸν μέρος χονδρῶδες. II. 3. τὰ μὲν γὰρ ἔχει τὸ αἰδοῖον χονδρῶδες, καὶ σαρκῶδες, ὥσπερ ἄνθρωπος.

³ Ibid. II, 3. τὰ δ' ὀστέωδη ὥσπερ ἀλώπεκος, καὶ λύκου, καὶ ἱκτιδός, καὶ γαλῆς.

⁴ G. BLASII, Amstelraedamensis Anatome animalium. Amstel. 1681, Cap. 6, pag. 30: „Penis anteriore parte osse constat triangulari, inferius excavato, extremo antico, cartilagine valde acuminata et haud perforata gaudet.“

⁵ Ibid., Cap. 23, pag. 83. Urethra etiam non adeo ut in canibus cartilaginosa.

des Penisknochens¹. Gegenüber der Ansicht SEVERINS², daß die Rute des Marders (*Mustela*) knorpelig sei, behauptete derselbe SEGER³ hingegen, diese wäre knöchern. Also auch damals schon Meinungsverschiedenheiten in diesem Punkt!

Interessant ist es, daß derselbe SEVERIN auch bei *Mus majusculus* (wohl identisch mit unserm *M. rattus*) zu seiner Verwunderung den Penis in einen „dreispitzigen Knorpel“ auslaufen sah⁴.

Auch beim norwegischen Lemming (*Myodes lemmus*) wollten OLAUS WORMIUS und BARTHOLIN Knorpel gefunden haben⁵, dessen sie allerdings in ihrer späteren Naturgeschichte des Lemming keine Erwähnung tun⁶.

Bei BLASIUS wird auch der Sirenier und Cetaceen gedacht. So soll nach MAJOR dem Walfisch ein „knorpeliger“ Penis eigen sein, und BARTHOLIN berichtet über den Penisknorpel, den er bei einem Embryo eines Sireniers (aufgeführt unter Synonymen: *Phocaena*, *Delphinus septentrionalium* und *Tursio*) fand⁷.

Demnach werden bei BLASIUS unter den Carnivoren dem Hund, dem Löwen, der Fischotter und dem Marder, unter den Nagern dem *Mus rattus* und *Myodes Lemmus*, unter den Sireniern und Cetaceen der *Balaena* und dem *Delphinus* Penisknorpel zugeschrieben. Diese Angaben wurden auch in spätere Werke

¹ Ibid., Cap. 26, pag. 90. In penis extremitate apparebat os durum, cartilagine obductum.

² Ibid., Cap. 27, pag. 91. Penis a ligamentis coccygis nascens, cartilagineus et durus instar ossis.

³ Ibid., Cap. 27, pag. 91. Observata in diversis: Voluit SEVERINUS, penem Martis tantum cartilagineum esse, cum revera osseus sit.

⁴ Ibid., Cap. 28, pag. 92. Veretrum, qua proxime terminatur, cartilagineum et trifido acumine, compositum, ni fallor reliquum.

⁵ Ibid., Cap. 28, pag. 93. Membrum genitale soris pilosum, intra cartilagineum.

⁶ OLAUS WORMIUS, Historia muris norvegici, Hafniae 1651.

⁷ BLASIUS, l. c., pag. 287: „Natura priapum dedit cartilagineum Balaenae.“ Weiter zitiert er BARTHOLIN: Penis Tursionis (Foetus) osse cartilaginoso sulcitur, instar ossis hyoidei. — CUVIER (Leç. d'Anat. comp. 2 éd. 1846, V. 8, pag. 208) und RAPP (Cetaceen, zoologisch-anatomisch dargestellt, 1837, pag. 172) sprechen den Delphinen überhaupt jeden Penisknochen ab. RAPP leugnet ihn sogar bei *Balaena*!

übernommen. So gedenkt JONSTON des Penisknorpels von *Mus domesticus (rattus)* und dem Marder¹.

Interessanter sind DAUBENTONS Angaben in der ersten Auflage von BUFFONS Naturgeschichte. Er erwähnt, daß der Penisknochen beim Dachs (*Meles vulgaris*) am Vorderende eine knorpelige Auftreibung habe² und die spirale Leiste der eigenartigen Eichhörnchenrute sieht er auch als knorpelig an³. Auch bei der Spitzmaus (*Sorex*) beschreibt er eine knorpelige Epiphyse⁴. Desgleichen schildert er die Clitoris von *M. rattus* als knorpelig⁵.

Schließlich glaubt er in den zwei dreieckigen Knorpelstücken, die er am Ende der Schwellkörper bei einem Manatusembryo antraf, die knorpelige Anlage des Penis skelettes gefunden zu haben⁶, — eine sehr wichtige Feststellung, wenn sie richtig gewesen wäre! Tatsächlich liegt aber hier eine Verwechslung mit der knorpeligen Anlage der Sitzbeine des bei Sireniern rudimentären Beckens vor, und nicht etwa die Knorpelanlage des Penisknochens⁷.

¹ JOH. JONSTON, Theatr. univ. omnium animal. Heilbronn 1755.

² BUFFON et DAUBENTON, Hist. natur. génér. et particul, Paris 1749—67, Vol. 7, pag. 117: Les bords formaient une sorte de bourrelet cartilagineux et adhérent à un os qui s'étendait jusqu'à l'insertion du prépuce.

³ Ibid., pag. 664: Il y avait sur la face supérieure de l'os un cartilage en forme de pas de visse.

⁴ Ibid., Vol. 8, pag. 70: Le gland est terminé par un petit tubercule cartilagineux.

⁵ Ibid., Vol. 7, pag. 292: Le gland du clitoris est cartilagineux.

⁶ Ibid., Vol. 13, pag. 429. — Vgl. auch R. WAGNER, Lehrb. der vergl. Anatomie, 1834, pag. 367.

⁷ DAUBENTON sagt: Chaque branche des corps caverneux aboutissait à un cartilage mince, plat et triangulaire, qui semblait désigner la formation d'un os. Ce cartilage tenait par un long ligament à l'extrémité de l'avant-dernière des fausses côtes et par un autre ligament plus fort et plus court à l'apophyse transverse de l'un des vertèbres de la queue. WAGNER gibt diese Stelle so wieder: Beim Foetus von Manatus fand DAUBENTON einen dünnen dreieckigen Knorpel, vielleicht das Rudiment eines Knochens (d. h. eines Rutenknochens) im alten Tiere. — Es ist mir nicht klar, was für einen Knochen DAUBENTON unter seinem „os“ versteht, — ob wirklich Rutenknochen, wie WAGNER meint, oder irgend einen andern. Jedenfalls konnte er nicht an Beckenknochen gedacht haben, da er an einer anderen Stelle hervorhebt, daß er keine Spuren von Becken beim Foetus gefunden hat. Es ist merkwürdig, daß er nicht daran gedacht hat, gerade in diesen zwei Knorpelstücken das von ihm vermißte Beckenrudiment zu suchen. Seine Abbildung zeigt nämlich die betr. Teile in folgender Aufeinanderfolge: zuvörderst (C und D) das Präputium und Eichel; weiter nach hinten (E):

In dem großen Werke über die Anatomie der Säugetiere von VICQ D'AZYRES finden wir die Angaben von BLASIUS und DAUBENTON z. T. übernommen, z. T. aber übergangen. Doch wird an betreffenden Stellen¹ des Vorkommens von Penisknorpel ausdrücklich gedacht.

Auffallend ist es, daß ein sonst so ausgezeichnete Beobachter wie PALLAS², der in seiner Monographie über Nager manches Rutenknöchelchen sorgsam abbildet und beschreibt, nichts von Knorpel sagt, und nicht minder verwunderlich ist es, daß CUVIER³, der ausgezeichnete Kenner der Wirbeltieranatomie, in dem dem Rutenknochen gewidmeten Abschnitt seiner vergleichenden Anatomie, die Angaben von BLASIUS und DAUBENTON, die ihm doch bekannt sein müßten, keiner Erwähnung würdigt.

Nach mehreren Jahrzehnten erst unternahm es der Bonner Anatom MAYER⁴, die ganze Frage einer erneuten Prüfung zu unterziehen. Die zeitgenössischen Anatomen sahen sich veranlaßt, seine Ergebnisse in ihre Kompendien der vergleichenden Anatomie aufzunehmen. Leider veröffentlichte MAYER seine an verschiedenen

den Penisschaft, der sich hinten in zwei Schenkel spaltet (branches des corps caverneux), von denen der allein abgebildete linke Schenkel mit dem besagten Knorpel (F) zusammenhängt. Bei dieser Anordnung der Teile, da der Knorpel am proximalen Ende des Rutenschwellkörpers liegt, kann doch wahrlich von einem Penisknorpel, der doch in die Eichel gehört, nicht die Rede sein! Vielmehr spricht die Verbindung des Crus penis mit dem proximal von ihm gelegenen Knorpel sicher dafür, daß hier ein Rudiment des Beckens bzw. des *Os ischii* vorliegt. Dafür spricht auch die Bänderverbindung zwischen diesem Knorpel einerseits und den Wirbelfortsätzen und den Rippen anderseits. Denn dies ist für das rudimentäre Becken der Sirenier geradezu charakteristisch. (BONN, Classen und Ordnungen, Bd. 6, Abt. 5, Lief. 27, pag. 589). — Es ist merkwürdig, daß CUVIER, der denselben Foetus von neuem untersucht hat, DAUBENTONS Behauptung wiederholt, daß hier keine Spuren des Beckens zu finden seien: sans pouvoir y découvrir les traces du bassin (Recherches sur les ossements fossiles, T. 5, 1823, Pl. I, pag. 253). Es muß vermutet werden, daß diese Knorpel bei der zweiten Untersuchung durch CUVIER nicht mehr am Foetus dran waren. Jedenfalls konnte aber CUVIER in ihnen kein Rudiment des Rutenknochens erblicken (wie WAGNER es getan hat), da er den Sireniern einen solchen überhaupt abspricht!

¹ Encyclopédie Méthodique, Système anatomique, T. 2, 1792, pag. 429ff.

² P. S. PALLAS, Novae species Quadrupedum e Glirium ordine, Erlangae 1778.

³ G. CUVIER, Leç. d'anatomie comparée, 2 éd., Vol. 8, pag. 207 fr.

⁴ MAYER, Über die Struktur des Penis. FRORIEPS Notizen, 1834, Bd. 41, pag. 35—40.

Säugergruppen angestellten Untersuchungen nicht in extenso, sondern als kurze vorläufige Mitteilung. Zwar hat er die Nager nicht in seine Untersuchungen einbezogen; wo er aber einen Knochen fand (Hund, Wolf u. a.) leitete er ihn vom Knorpel ab, der sich am vorderen Ende des Schwellkörperseptums bilden soll. Er sagt: „Bei dem Hunde, Eisbären, Wolfe usw. erstrecken sich die *Cc. cav.* bis in die Eichel, den Penisknochen noch einige Zeit begleitend, welcher selbst wieder im innern spongiös ist; indem anfangs das Septum knorpelig dann knöchern wird.“ — „Beim Ochsen ersetzt das starke fibröse *C. cav.*, in der Spitze der Eichel knorpelig werdend, den Penisknochen in Etwas.“ — „*Os penis* geht von der Hülle und dem Septum der *Cc. fibro-spongiosa* (s. *cavernosa*) aus, welche sich verknorpeln, verknöchern und zu einem einfachen Knochen zusammenwachsen.“ Auch dem Menschen schreibt MAYER ein Rudiment des Penisknochens zu, da er in manchen starken Gliedern im Zentrum der Eichel einen prismatischen Knorpel von 1—1½''' Länge gefunden haben will.

Diese, wie gesagt, anfänglich in die zeitgenössischen Lehrbücher der vergleichenden Anatomie übernommenen Angaben MAYERS, sind nach einigen Jahrzehnten wieder aus diesen verschwunden. Bald hielt man die vermeintlichen Verknorpelungen in der Säugetierrute für einen Wahn älterer Autoren. Für den Menschen war das „Knorpelmärchen“ ehestens abgetan. HYRTL¹, der die „knorpelartigen“ Verdickungen in der Scheidewand der vorderen Enden der Rutenschwellkörper großer Glieder auf das Gewebe untersucht hatte, fand keine Knorpelzellen darin. LENHOSSÉK², der eine merkwürdige Verknöcherung im männlichen Gliede beschrieb, erklärte das vorn befindliche knorpelähnliche Gebilde nicht für einen echten Knorpel, da es „nur aus Bindegewebsfaserbündeln mit vielen elastischen, gleichsam wie verfilzt, gemengt bestand.“ [Auch die späteren mit den sogen. „plastischen Indurationen“ des menschlichen Penis sich befassenden Arbeiten vermögen Knorpel-elemente in ihnen nicht aufzuweisen, bis auf den einzigen Befund von O. SACHS.³]

¹ HYRTL, Anatomie des Menschen, 15. Aufl., pag. 772.

² LENHOSSÉK, VIRCHOWS Archiv, Bd. 60, 1874.

³ O. SACHS, Beiträge zur pathologischen Anatomie der Induratio penis plastica. Arch. f. Derm. u. Syphilis B. 85. 1907 und Handbuch der Geschlechtskrankh. von Finger, Jaddassohn, Ehrmann u. Grosz. 1912 B 2, S. 576 u. ff.

Bald hat man das Kind mit dem Bade ausgeschüttet. Da die Unzuverlässigkeit der MAYERSchen Angaben für den Menschen mit Sicherheit nachgewiesen worden war, wurde die ganze Knorpelfrage — auch für die niederen Säugetiere — abgetan. Offenbar mit Unrecht!

Es soll freilich zugegeben werden, daß die größte Skepsis geboten war. Solange kein einwandfreier histologischer Beweis für die Knorpelnatur strittiger Bildungen beigebracht werden konnte, — und dieser war für ältere Angaben aus naheliegenden Gründen ausgeschlossen, — durfte nicht von echtem Knorpel gesprochen werden. Aber auch aus allgemeinen vergleichend-anatomischen Gesichtspunkten sträubte man sich dagegen. Seit GEGENBAURS bahnbrechenden Untersuchungen am Primordialskelett der Wirbeltiere war man gewöhnt, das Knorpelgewebe nur dorthin zu verlegen, wo man Teile des primären, knorpelig präformierten Skeletts vermutete. Da man aber in einem in der Reihe der Wirbeltiere so spät auftretenden, ja entschieden sekundären und untergeordneten Organ, wie der Penis, keinen Zusammenhang mit dem präformierten Skelett annehmen konnte, so schloß man konsequenterweise die darin vorkommenden Verknöcherungen von der Reihe der typischen, d. h. das Knorpelstadium durchmachenden Ossifikationen aus und dachte man sich dieselben aus dem bindegewebigen Septum der Rutenschwellkörper unvermittelt entstanden¹.

So sagt GEGENBAUR²: „Der in der Rute vieler Säugetiere befindliche Knochen muß auf jene, keineswegs der typischen Skelettbildung untergeordneten Ossifikationen zurückgeführt werden, wie sie auch sonst an anderen Teilen mit Regelmäßigkeit vorkommen“. Mit berechtigter Skepsis verhält er sich andern Orts³ gegen das vermeintliche Vorkommen von „Knorpel in der Eichel“ speziell beim Menschen. Und so stellen auch andere maßgebende Kompendien und Spezialabhandlungen⁴ das Vorkommen des Penis-

¹ Dabei übersah man aber, daß auch manche andere Verknöcherungen, wie z. B. die in der Sclera der Selachier, nicht als zur typischen Skelettbildung gehörend betrachtet werden können.

² C. GEGENBAUR, Grundzüge der vergl. Anatomie, 1859, pag. 604; 1870, pag. 891 u. a. O.

³ Derselbe, Lehrb. der Anatomie des Menschen, 1883, pag. 366.

⁴ OWEN, On the anatomy of the Vertebrates, 1868, Vol. 3; RAPP, Celaceen, zoolog.-anat. dargestellt, 1837; HUXLEY, Handbuch der Ana-

knorpels mindestens in Frage, wenn sie ihn nicht gänzlich ablehnen, oder gar mit Stillschweigen übergehen.

[Eigenartig berührt es, daß GEGENBAUR, der unabänderlich an dem von ihm aufgestellten dogmatischen Satz festhielt, daß in den sekundären Organen echter Knorpel nicht vorkomme, und der deswegen die Aufnahme der vorliegenden Arbeit in sein „Morphologisches Jahrbuch“ verweigert hat, weil die Ergebnisse derselben gegen diesen Satz verstießen, vier Jahre später in dasselbe Jahrbuch die Arbeit von GISBERT¹ aufnahm, die — zwar sehr summarisch — u. a. auch von echtem Knorpel im *Os priapi* der Muriden(!) berichtet, und zwar ohne den histologischen Beweis dafür zu liefern. Wiederum elf Jahre später übergeht GEGENBAUR² in dem entsprechenden Kapitel seiner vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere die Knorpelfrage von neuem mit Stillschweigen!

Dieser ablehnende Standpunkt GEGENBAURS gegenüber einer so einfach feststellbaren Tatsache, wie das Vorkommen von echtem Knorpelgewebe im *Os priapi* — wenigstens bei Nagern —, ist um so weniger verständlich, als — ganz abgesehen von pathologischen Funden — doch eine Reihe von Beobachtungen das Auftauchen von Knorpel in den Körperteilen, die mit dem ursprünglichen Primordialskelett nichts gemein haben, und dessen unmittelbares Hervorgehen aus dem Bindegewebe sichergestellt hat. Stellt man

tomie der Wirbeltiere, 1873; WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergl. Anatomie, 1883 u. a. Auch neuere bis 1886 erschienene Arbeiten über Tiergruppen, die sich durch den Besitz des Penisknochens auszeichnen, übergehen diese Frage mit Stillschweigen. So H. A. ROBIN, Recherches anatom. sur les mammifères de l'ordre des chiroptères Thèse de Paris, 1881 (Série A, Nr. 45), pag. 113, 116ff. Auch G. E. DOBSON, A monograph of the Insectivora, systematical and anatomical, 1882, pag. 85.

¹ TH. GISBERT, Das *Os priapi* der Säugetiere, Morphol. Jahrb., Bd. 18, pag. 805—831, T. 27. Eine summarische Übersicht verschiedener Penisknochenformen, mit Berücksichtigung der Muriden. „*Os glandis* einfach, mandolinenförmig und in eine „Knorpelhaube“ verlängert. Bei Schwellung des *Corp. fibros.* muß der Knochen mit der Knorpelhaube distal gegen die Spitze der Eichel vorgetrieben werden“ (pag. 826).

² GEGENBAUR, Vergl. Anatomie der Wirbeltiere, 1901, 2. Bd., pag. 546: „Solche meist in die Eichel sich erstreckende oder ihr ausschließlich zugeteilte Verknöcherungen sind bei Nagern beobachtet. . . . Ossifikation gewisser Abschnitte im *Corp. fibros.*, woraus der mehr oder minder umfangreiche Penisknochen, das *Os priapi* hervorgeht.“ Von ev. Knorpelstadium nicht ein Wort!

sich einmal auf den Boden dieser Tatsachen, so braucht man wahrhaftig nicht besorgt zu sein, daß die sonst wohl begründete Theorie durch die Auffindung eines neuen Knorpelbefundes in einem „untergeordneten“ Organ ein Loch bekommen müsse.

GEGENBAUR war aber gerade zu jener Zeit (1886) durch die unabhängig von dieser Arbeit und ihren Ergebnissen von seiten PAUL ALBRECHTS¹, eines temperamentvollen Phantasten der vergleichenden Anatomie, aufgestellten Behauptungen über die phylogenetische Rolle des Penis bei Wirbeltieren in höchstem Maße gereizt. Die gewagte Theorie ALBRECHTS suchte Beweise zu liefern für die angebliche Entstehung des Penis aus gewissen Teilen der Selachierflossen, mit anderen Worten für die Homologie zwischen dem Penis und dem rudimentären zweiten Paar der Beckenextremitäten. Dadurch, daß die Feststellungen vorliegender Arbeit — selbstverständlich nur zeitlich! — in die Nähe jener Phantastereien gerückt waren, steigerte sich die ablehnende Haltung GEGENBAURS gegen dieselben erst recht.

Indessen hat mir eine kleine Reihe späterer Veröffentlichungen in dieser Streitfrage Rechtfertigung verschafft. RETTERER² hat unmittelbar nach Abschluß dieser Arbeit, aber ganz davon unabhängig, die Entwicklung des Penisknochens bei Maus, Hund und Katze in der Weise geschildert, daß dieser sich auf Kosten einer distalen fibrösen Verlängerung der Schwellkörper forme. Bei den Muriden fand er sogar einen Teil derselben selbst ossifiziert. Für den Knochen des Hundes stellte er fest, daß er ein Knorpelstadium durchmache, während bei Katzen die Knochensubstanz unmittelbar aus dem Bindegewebe hervorgehe. Nach ihm hat ARNDT³ den Nachweis für den Hund geliefert, daß sein Rutenknochen sich aus einer bindegewebigen Anlage entwickle, welche sich aber schon früh in hyalinen Knorpel umwandelt. Es sollen einzelne Knorpelinseln auftreten, die

¹ PAUL ALBRECHT, Penis, Penoid, Pseudopeninod der Wirbeltiere. Vergl. Unters. I. B. 1. H. p. 42; Ders., Penisschisis, Epi-Hypospadie; Ders., Hyperdaktylie, Penisschisis, Epi-Hypospadie usw.

² E. RETTERER, Sur l'origine et l'évolution variable de la charpente qui est dans le gland des mammifères. Comptes rendus de la Soc. biol., Paris 1886, T. 4, pag. 427—429. — Note sur le développement du penis et du squelette du glands chez certains rongeurs. Ibid. T. 4, pag. 496—498.

³ R. ARNDT, Beiträge zur Anat. und Entwicklungsgeschichte des Rutenknochens. Dissertation, Erlangen 1890, 38 Seiten, 1 Tafel.

zu größeren Balken zusammenfließen und schließlich durch Vermittlung der Osteoblasten verknöchern.

Somit gibt ARNDT — ohne übrigens die prinzipielle Frage irgendwie zu streifen — die Entstehung des Knochens aus dem Bindegewebe durch Vermittlung des Knorpelstadiums zu, — nicht mehr und nicht weniger als was ich auch im folgenden Kapitel behaupte. Auch beim Schaff and MARSCHALL¹ knorpelige Gebilde im Penis.

Es ist nicht unmöglich, daß einzelne einschlägige Arbeiten nach 1886 von mir übersehen wurden. Doch ändert das am Hauptergebnis sogut wie nichts.]

4. Das Skelett der Eichel.

Dieses besteht aus zwei in der Achse der Glans hintereinander gelagerten, deutlich von einander gesonderten Stücken (Fig. 18, 20, 21, 22, 25, 26 *kn* und *kp*). Das proximale knöcherne Stück (*kn*) geht aus dem distalen Ende der Albuginea des Rutenschwellkörpers unmittelbar hervor (Fig. 18 u. 22). Es kann somit als seine axiale Verlängerung betrachtet werden. Es ist demnach anzunehmen, daß der embryonale Rutenschwellkörper (Fig. 1 u. 2 *cp*) im Laufe der Ontogenese an dieser Stelle der Glans allmählich zum Knochen umgewandelt wird. An seinem proximalen Ende, da, wo er mit dem vordern Ende des *C. cav. penis* zusammenhängt, bildet der ausgewachsene Knochen eine breite Auftreibung, nach Art eines Schwertknaufes, weswegen ich diese *Manubrium ossis priapi* (Fig. 18, 22, 25, 26 *m*) nennen will².

Auf Längsschnitten sieht man, daß das proximale Stück ganz und gar den Bau eines typischen Röhrenknochens nachahmt, nur daß dieser winzig klein ist (3 mm lang). Bei älteren Individuen zeigt es einen bis nach hinten ins Manubrium reichenden ausgesprochenen Markhohlraum (Fig. 18, 20, 22), um den herum die Lamellen der Knochensubstanz gelagert sind. Bei jüngeren Individuen dagegen erkennt man an einzelnen Stellen — besonders gut an der Übergangsstelle des Rutenschwellkörpers in das *Manubrium ossis*

¹ H. A. Marschall, The copulatory organs in the Sheep. Anat. Anz. B. 22, pag. 261.

² GISBERT (l. c.) vergleicht die Form des Penisknochens bei Muriden mit der „Mandoline“ ein insofern unzulänglicher Vergleich, als es nun auf die dorso-ventrale (Fig. 26), nicht aber auf die laterale Ansicht (Fig. 25) paßt.

priapi (Fig. 18 *kp*) — Territorien, die noch ganz aus anscheinend hyalinem Knorpel bestehen (Fig. 23), während man am distalen Ende des proximalen Knochenstückes, dort wo er nach Art eines Gelenkkopfes in die pfannenförmige Vertiefung des terminalen Skelettstückes hineinragt (Fig. 20, 22, 25, 26 *gk*), Knorpelinseln mit faserig gefügter Interzellulärsubstanz vor sich hat (Fig. 24).

Die Resorption im Innern des proximalen Knochenstückes wird anscheinend durch die Wucherung der Gefäße eingeleitet, die aus den Bluträumen des Rutenschwellkörpers in das Innere des Manubrium durch feine Foramina in dessen Wandung eindringen (Fig. 22 *for*) und es hier zur Bildung von Resorptionshöhlen (Fig. 18 und 19 *rh*) bringen. Auf diese Weise entsteht nach und nach der die ganze Achse des winzigen Röhrenknochens durchziehende Markhohlraum.

Anders stellt sich das distale oder das Endstück des Eichel-skelettes dar. Es hat eine fingerähnliche Form (Länge unter 3 mm) mit eigenartigen lateralen Leisten (Fig. 20, 21, 22, 25, 26 *kp*). Bei jüngeren Individuen bewahrt es noch vollkommen seine knorpelige Struktur. Es besteht durchweg aus ausgesprochenen Knorpelzellen mit faseriger Interzellulärsubstanz (Fig. 29). Die großen hellen Zellen, die mehrfach Teilungszustände zeigen, sind in jeglicher Beziehung von denen des benachbarten Bindegewebes derart unterschieden, daß von einer Verwechselung mit diesem nicht die Rede sein kann. Vielmehr handelt es sich hier um typisches Knorpelgewebe, das in der Mitte steht zwischen Netz- und Faserknorpel.

Die Verknöcherung dieses Knorpels geht in der Weise von statten, daß sich in seinem Innern, in gleichmäßiger Entfernung von der Peripherie eine enchondrale Ossifikationszone (Fig. 20 *oz*) bildet, die mit Unterstützung von Osteoblasten die Sklerosierung der Interzellulärsubstanz, Einlagerung von Salzen und Bildung von Resorptionshöhlen und typischen Lamellen einleitet.

Die Verbindung der beiden Skeletteile untereinander ist so gestaltet, daß mit Fug und Recht nicht allein von Syndesmose, sondern von einer Art Amphiarthrose, also wahren Gelenk, gesprochen werden kann. Beide Teile sind gegeneinander — wenn auch nicht sehr ausgiebig — so immerhin doch beweglich. Das abgerundete, meistens noch überknorpelte distale Köpf-

chen des proximalen Knochenteiles greift nach Art eines Gelenkkopfes in die abgeflachte Pfanne des distalen Knorpelstückes ein. Bei jüngeren Individuen läßt sich ein deutlicher Gelenkspalt zwischen beiden erkennen (Fig. 20, 22, 25, 26 *gk*). Bei alten Ratten dagegen ist dieser z. T. schon obliteriert. Will man die Analogie mit Amphiarthrose noch vervollständigen, so kann man in den Bindegewebszügen, die sich vom Rande des „Gelenkkopfes“ zum distalen Knorpelstück begeben, ein Analogon einer straffen Gelenkkapsel erblicken.

Es ist zu bedauern, daß mir nicht ganz junge maskuline Ratten zur Verfügung gestanden haben, die die Lücke zwischen dem embryonalen und reifen Zustand in bezug auf die hochinteressante Entwicklung des *Os priapi* auszufüllen vermocht hätten.

Die physiologische Bedeutung des *Os priapi* für den Kopulationsakt ist nicht schwer zu deuten. Es ist für den Penis, speziell für die Glans, deren Integument, wie oben (S. 104) beschrieben, mit Widerhäkchen besetzt ist, um bei der Erektion und Kopulation sich um so fester in der Vagina zu fixieren, ein leicht bewegliches und doch genügend starres Stützgebilde, zu gleicher Zeit eine Verlängerung wie Verstärkung des Penis. Bei Erektionen stülpt sich das ganze Gebilde mit seinem axialen Skelettgerüst aus der Präputialtasche nach außen hervor, um seiner Bestimmung um so besser zu dienen.

Schlußfolgerungen.

1. Das *Corp. cavernos. urethrae* entsteht, wie schon der embryonale Zustand bei den Muriden zeigt, aus einer paarigen Anlage, im engsten Zusammenhang mit der gefäßführenden Schicht der Submucosa des Urogenitalkanals.

2. Die Entstehung der mit dem Becken zusammenhängenden *Cc. cavern. penis* ist weniger eindeutig.

3. Entgegen der herrschenden Ansicht besteht die enge Verbindung der *Cc. cav. penis* mit dem Beckenskelett (*Os ischii*) nicht allein bei placentalen, sondern auch bei aplacentalen Säugetieren (*Marsupialia*). Da auch die embryonalen Zustände der Muriden diese Verbindung bereits in frühen Stadien aufweisen, darf man wohl aus diesem Sachverhalt auf einen phylogenetisch sehr früh erworbenen Zusammenhang des Beckenskeletts mit dem Penis schließen.

4. Die *Glans penis* der Säugetiere ist als ein sekundäres Gebilde aufzufassen. Was alles *Glans* genannt wird, ist morphologisch nicht gleichwertig, also keine etwa homologe Bildung.

5. Es ist nicht richtig, daß die *Glans penis* immer aus dem terminalen Teil des *C. cav. urethrae* hervorgehen soll (höhere Säugetiere). Ebenso gut kann sie durch die terminale Entfaltung der *Cc. cav. penis* hervorgebracht sein (Beuteltiere, Nager).

6. Der eigentliche Schwellkörper der Eichel der Muriden (*C. cavern. glandis corticale*) ist ein Abkömmling der Dorsalgefäße des Penis.

7. Das *C. cav. urethrae* trägt bei den Muriden zur Bildung der Glans kaum etwas bei.

8. Es ist vielmehr gänzlich durch das *Corp. cav. glandis corticale* einerseits und durch das Skelett der Eichel (*os priapi*) anderseits verdrängt worden.

9. Das Eichelskelett (*os priapi*) geht anscheinend aus dem distalen Ende des *C. cav. penis*, bezw. dessen *Albuginea*, deren axiale Fortsetzung es bildet, durch Gewebsumbildung hervor.

10. Es besteht aus zwei hintereinander gelagerten und mit einander beweglich verbundenen Teilen, von denen der proximale früher verknöchert, während der distale sich noch lange knorpelig erhält, bei ganz alten Individuen aber schließlich auch verknöchert.

11. *Os priapi* geht somit nicht unmittelbar aus dem Bindegewebe hervor; im proximalen wie im distalen Teil desselben geht der Ossifikation ein knorpeliges Stadium voraus, wie die histologischen Befunde es unzweifelhaft dartun.

12. Die noch nicht verknöcherten Knorpelterritorien bestehen z. T. aus hyalinem, z. T. aus Faser- und Netzknorpel.

13. Die Umwandlung des Knorpels zum Knochen geht überall in typischer Weise mit Osteoblasten, Ossifikationszone, Sklerosierung, Höhlen- und Lamellenbildung einher.

14. Die Verbindung zwischen den beiden Skeletteilen ist beweglich und gewissermaßen gelenkartig. Bei jüngeren Individuen läßt sich ein „Gelenkspalt“ deutlich erkennen.

15. Es wäre verfehlt, aus dem Zusammenhang der *Cc. cav. penis* mit dem Beckenskelett einerseits und der Umwandlung des distalen Endes der letzteren zu röhrenförmigen Knochengebilden anderseits einen Beweis für die phantastische Theorie P. ALBRECHTS

ableiten zu wollen, nach welcher der Penis der Säugetiere mit den Beckenflossen des Primordialskelettes der Selachier und Ganoïden genetisch zusammenhängen soll.

16. Ein Knorpelbefund in einem sekundären Gebilde, wie die *Penisglans* der Säugetiere, besagt noch nichts für den Zusammenhang desselben mit dem Primordialskelett: denn auch sekundäre Knochenteile können das knorpelige Vorstadium durchlaufen. Sie müssen nicht unbedingt und unmittelbar aus dem Bindegewebe hervorgehen.

Erklärung der Abbildungen.

Es bedeuten:

<i>bg</i>	= Bindegewebe.	<i>oz</i>	= Ossifikationszone.
<i>bu</i>	= Bulbi can. uro-gen.	<i>p</i>	= Präputium.
<i>c</i>	= Cauda, Schwanz.	<i>pk</i>	= Penisknorpel.
<i>cd</i>	= Cowpersche Drüsen.	<i>pp</i>	= Papillen des Eichelinteguments.
<i>cgc</i>	= Corp. cav. gland. corticale.	<i>pr</i>	= Penisrinne.
<i>cp</i>	= Crura penis bzw. cc. cav. pen.	<i>ps</i>	= Präputialspalt.
<i>cu</i>	= Corp. spongios. urethrae.	<i>pw</i>	= Präputialwulst.
<i>da</i>	= Dorsalarterie.	<i>r</i>	= Rectum.
<i>dg</i>	= Dorsalgefäße.	<i>ra</i>	= Raphe.
<i>dn</i>	= Dorsalnerv.	<i>rh</i>	= Resorptionshöhlen im Knochen.
<i>dr</i>	= Drüsen.	<i>s</i>	= Penisschaft.
<i>dv</i>	= Dorsalvene.	<i>sf</i>	= Seitliche Falten der Schleimhaut.
<i>f</i>	= Falten der Urethral Schleimhaut.	<i>si</i>	= Sinus dorso-laterales.
<i>for</i>	= Foramen im Manubrium.	<i>sn</i>	= Seitennaht der Glans.
<i>g</i>	= Glans penis.	<i>ta</i>	= Tunica albuginea.
<i>gk</i>	= Gelenkspalt.	<i>tau</i>	= Tun. alb. can. uro-gen.
<i>h</i>	= Haare.	<i>td</i>	= Tysonsche Drüsen.
<i>ik</i>	= Ischiumknorpel.	<i>u</i>	= Urethra.
<i>ipe</i>	= Epithel des inneren Präputialblattes.	<i>ugc</i>	= Can. uro-genitalis.
<i>k, kn</i>	= Knochen.	<i>va</i>	= Venenanastomosen.
<i>kp</i>	= Knorpel im Penis skelett.	<i>vd</i>	= Venae dorsales.
<i>la</i>	= Levator ani.	<i>vg</i>	= Ventrale Gefäße.
<i>m</i>	= Manubrium ossis priapi.	<i>vl</i>	= Vorderer Ventrallappen der Glans.
<i>mbc</i>	= Musc. bulbo-cavernos.	<i>vr</i>	= Ventralrinne d. Urogen. Kan.
<i>mbc₁</i>	= Dessen äußere Bündel.	<i>w</i>	= Randwulst der Glans.
<i>mbc₂</i>	= Dessen innere Bündel.		
<i>mic</i>	= Musc. ischio-cavernos.		
<i>o</i>	= Orificium urethrae.		

Fig. 1. Querschnitt durch den Embryo *A* von *Mus decumanus* auf der Höhe der Rutenschwellkörper. Demnach Frontalschnitt durch den Rutenhöcker.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch einen solchen.

Fig. 3. Frontalschnitt durch die im Innern des Körpers belegenen Teile der Rute.

Fig. 4. Querschnitt durch die Rute eines Embryo *A* an der Stelle, wo der geschlossene Urogenitalkanal in die Penisrinne übergeht.

- Fig. 5. Der Übergang des Ischiumknorpels in den Rutenschwellkörper.
Fig. 6. Querschnitt durch den Embryo *A* auf der Höhe der Bulbi mit der Muskulatur.
Fig. 7. Querschnitt durch den Embryo *B* mit Gabelung der Pennisrinne.
Fig. 8. Die Teilungsstelle der Penisrinne bei stärkerer Vergrößerung.
Fig. 9. Querschnitt durch die Vorhautspitze (Stadium *B*).
Fig. 10 u. 11. Präparierte äußere Genitalien des *M. decumanus*, von vorn und von der Seite gesehen.
Fig. 12. Seitenansicht der Glans bei zurückgeschlagenem Präputium.
Fig. 13. Eichel von vorn gesehen.
Fig. 14. Querschnitt durch den Penisschaft.
Fig. 15. Querschnitt durch die Bulbi und die *Mm. bulbo-cavernosi*.
Fig. 16. Der Urogenitalkanal vorn aufgeschnitten.
Fig. 17. Querschnitt durch den Urogenitalkanal an der Stelle, wo die ventralen Drüsen in ihn münden.
Fig. 18. *Manubrium ossis priapi* im Zusammenhang mit dem Rutenschwellkörper.
Fig. 19. Dorsaler Tangentialschnitt durch die Rindenregion der Eichel. Man sieht die dorsolateralen Sinusse das Venengeflecht des Rindenschwellkörpers aufnehmen.
Fig. 20. Sagittalschnitt durch die Eichelspitze eines älteren Individuums.
Fig. 21. Frontalschnitt durch die Eichel.
Fig. 22. Medianer Sagittalschnitt durch die Eichel eines jüngern Individuums.
Fig. 23. Knorpelzellenterritorium (Hyalinknorpel) aus dem *Manubrium ossis priapi*.
Fig. 24. Faserknorpel aus dem distalen Skelettstück.
Fig. 25 u. 26. Das Eichelskelett (isoliert), von der Seite und von oben gesehen, mit dem Gelenkspalt zwischen dem Knochen und Knorpel.
Fig. 27. Querschnitt durch den hintern Teil der Eichel da, wo die Dorsalvenen in die dorsolateralen Sinusse und in das *Corp. cav. gland. corticale* übergehen.
Fig. 28. Querschnitt durch die Eichelspitze.
Fig. 29. Faserknorpel aus dem distalen Ende des proximalen Skelettstücks.
-

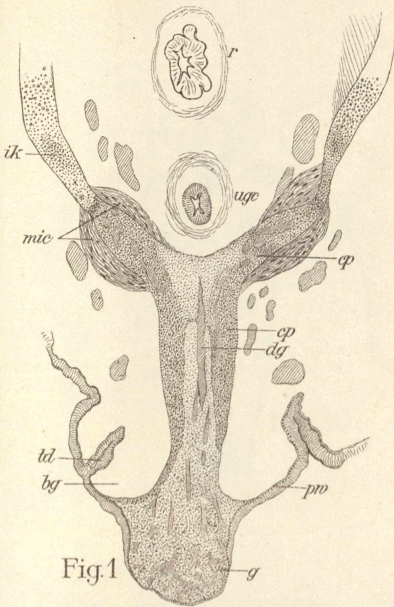


Fig. 1

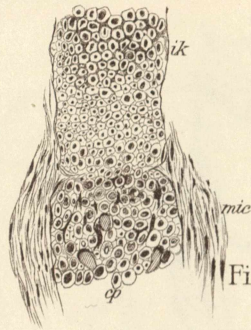


Fig. 5

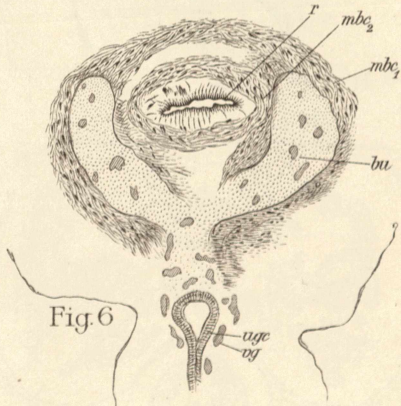


Fig. 6

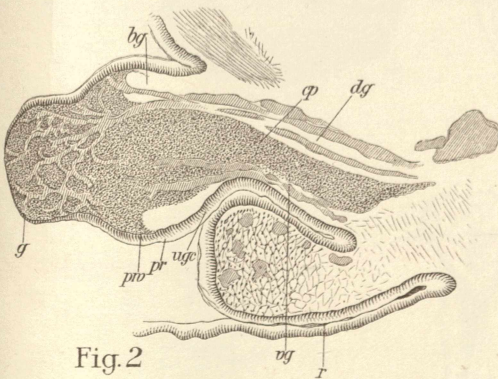


Fig. 2

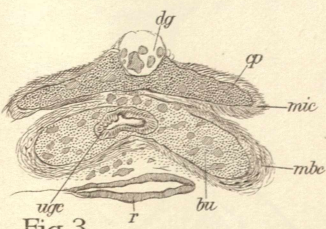


Fig. 3

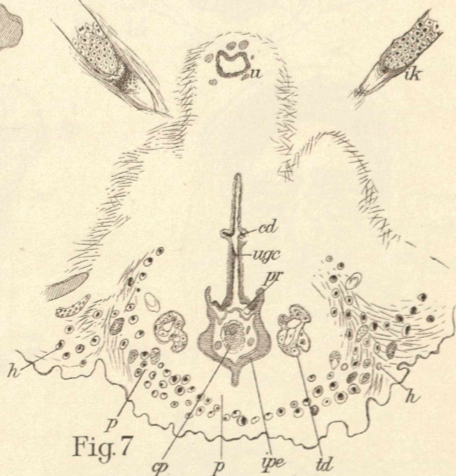


Fig. 7

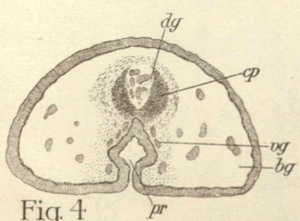


Fig. 4

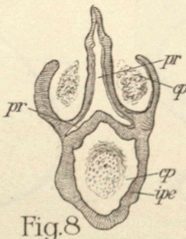


Fig. 8

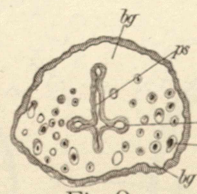
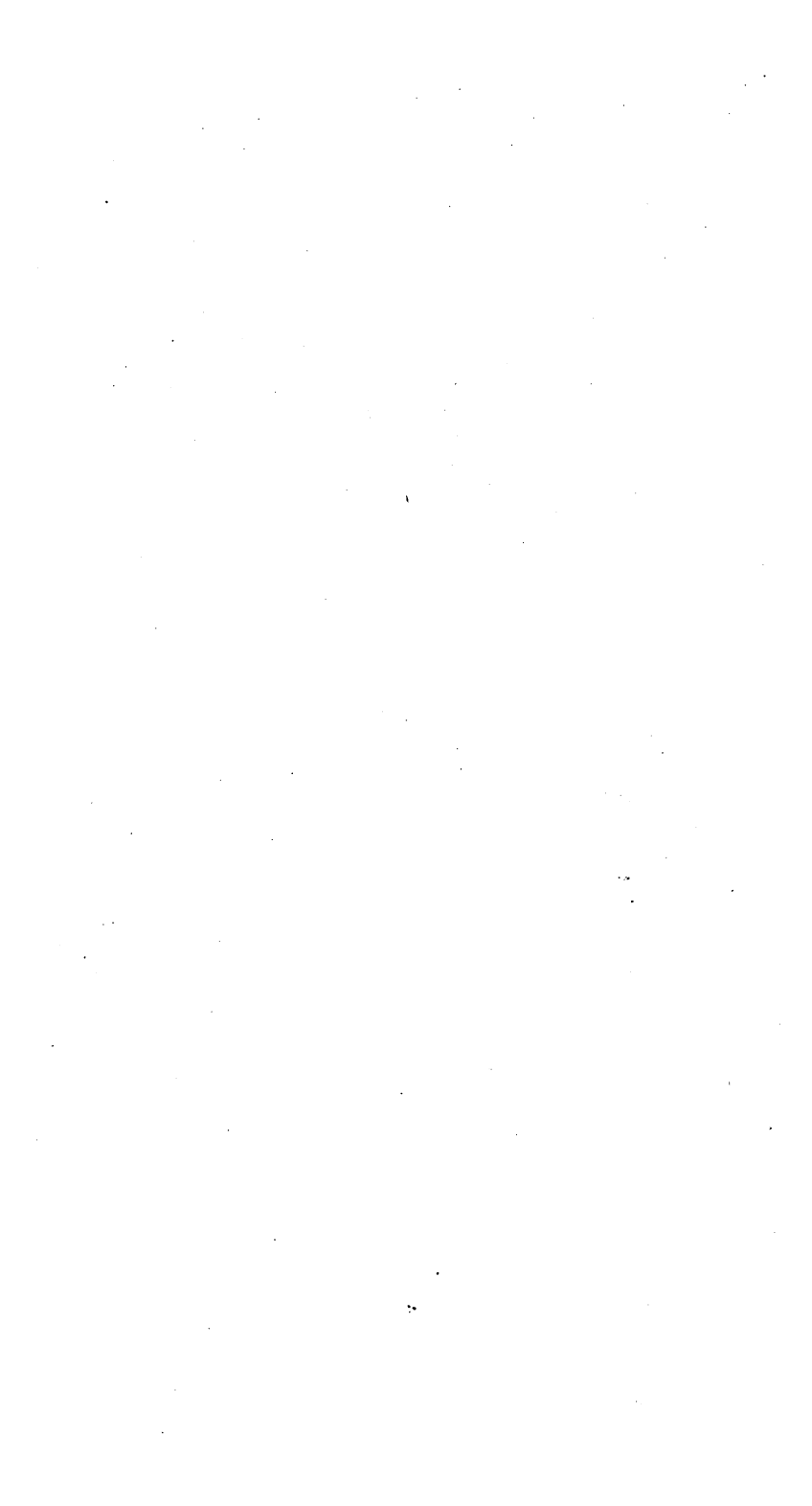


Fig. 9



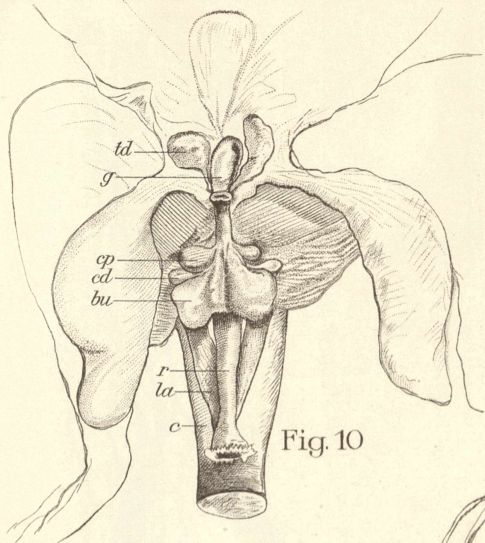


Fig. 10

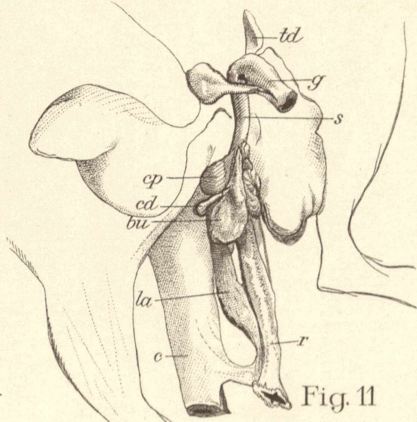


Fig. 11

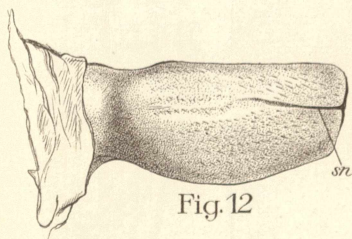


Fig. 12

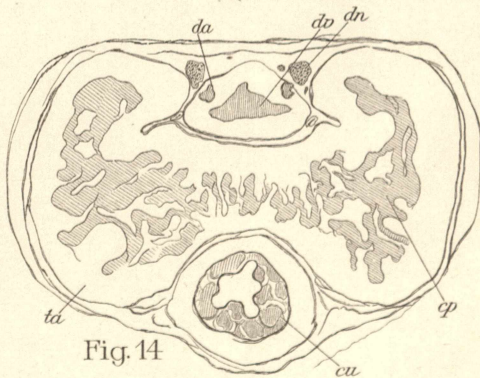


Fig. 14

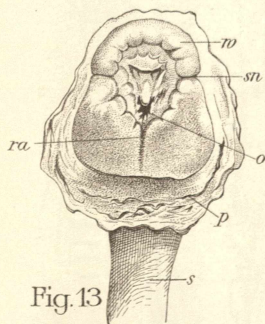


Fig. 13

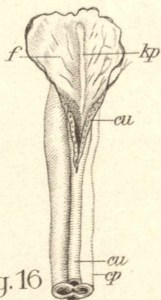


Fig. 16

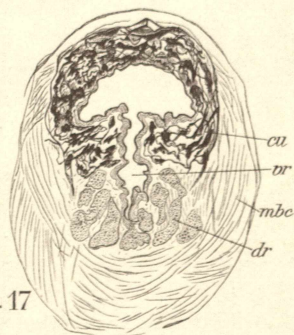


Fig. 17

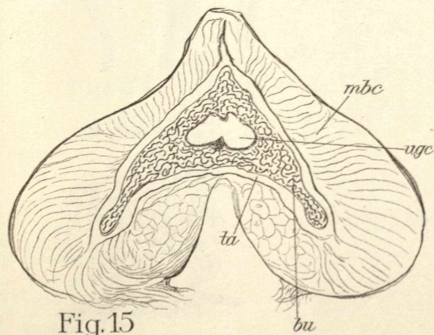


Fig. 15

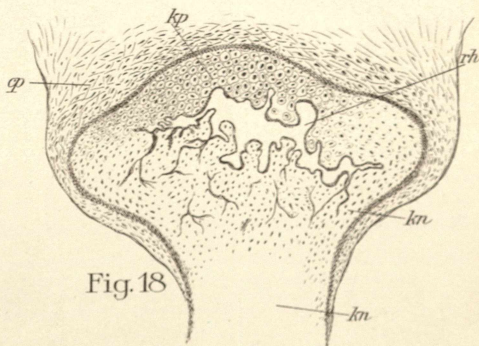


Fig. 18

Dr. Sack del.



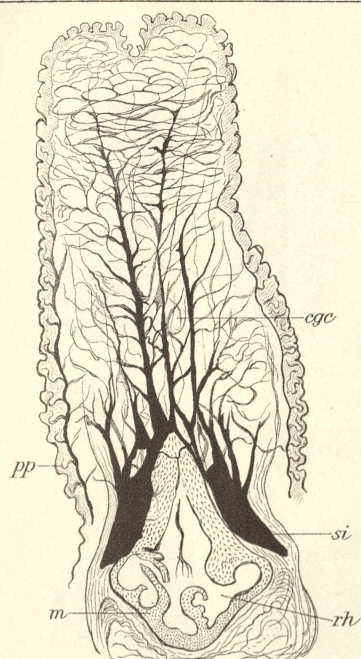


Fig. 19

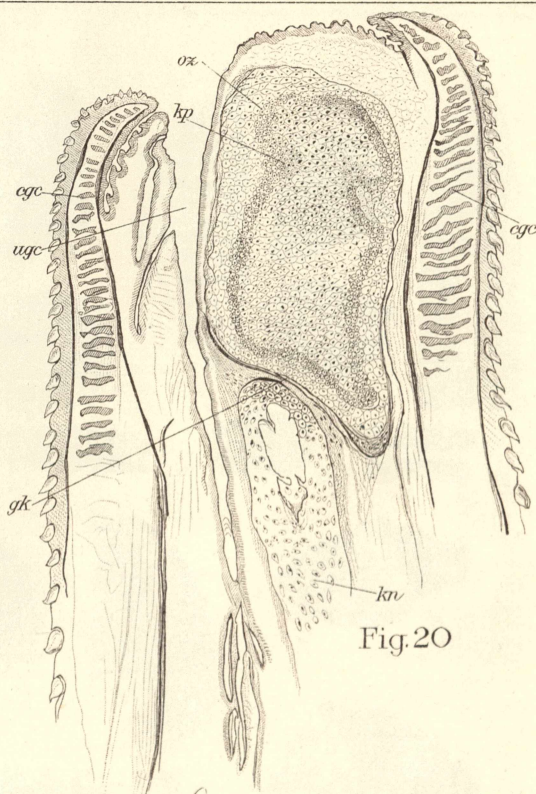


Fig. 20

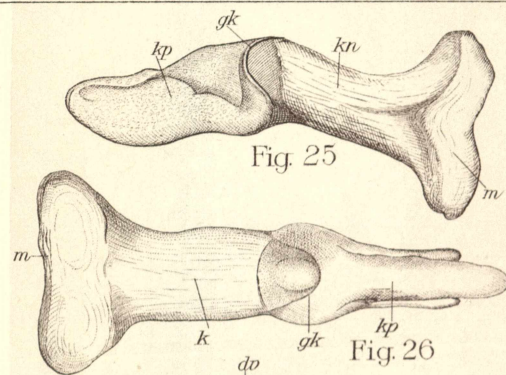


Fig. 25

Fig. 26

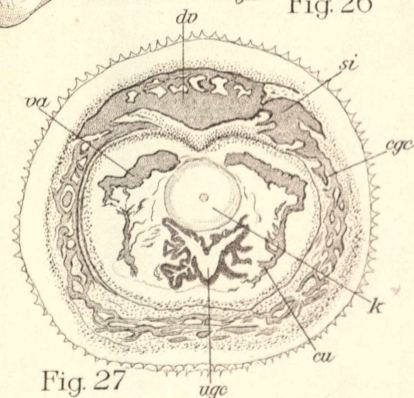


Fig. 27

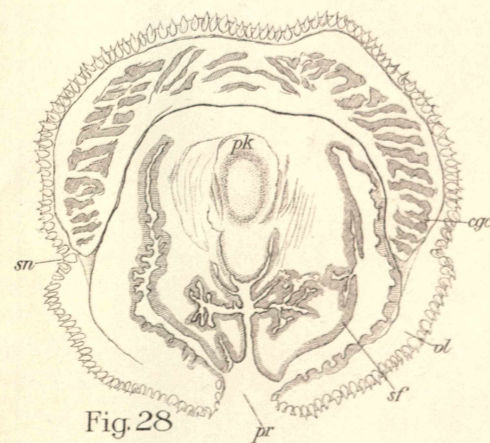


Fig. 28

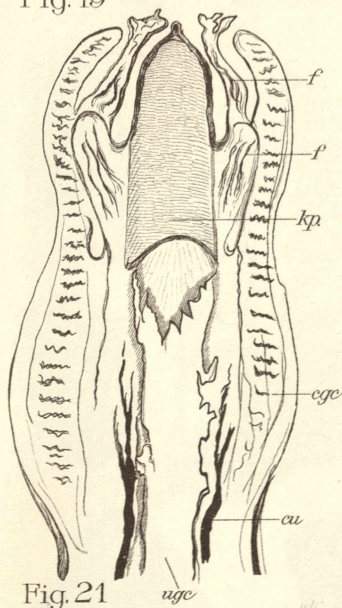


Fig. 21

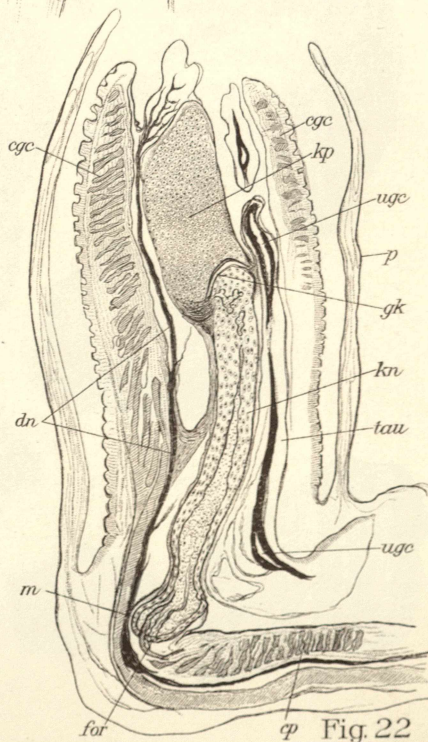


Fig. 22

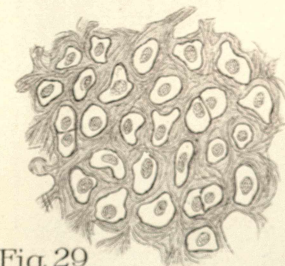


Fig. 29

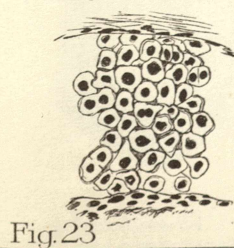


Fig. 23

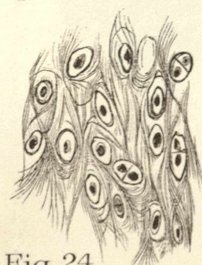


Fig. 24

Dr. Sack del.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Sack Arnold

Artikel/Article: [Vergleichend-anatomische Beiträge zur Struktur und Genese des Penis und des Os priapi bei den niederen Säugetieren \(spez. Muriden\) 91-122](#)